

# **BERICHTE**

aus dem

**INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**

an der

**CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL**

DOI 10.3289/IFM-BER-251

**Nr. 251**

**1994**



**Plankton-Pigmente und deren Abbauprodukte als Biomarker zur  
Beschreibung und Abschätzung der Phytoplankton-Sukzession und  
-Sedimentation im Nordatlantik**

**Plankton pigments and their derivatives as biomarkers for the description  
and assessment of phytoplankton succession and sedimentation in the  
North Atlantic**

von

**Michael Meyerhöfer**

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden bei:

**Institut für Meereskunde an der Universität Kiel**

**Abteilung Planktologie**

**Düsternbrooker Weg 20**

**24105 KIEL**

**ISSN 0341 - 8561**

**Diese Arbeit wurde von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kiel  
als Dissertation angenommen.**

## SUMMARY

The aim of this study was to follow the changes in vertical structure, composition and sinking of phytoplankton communities in space and time, and to determine the mechanisms that control these changes. In order to achieve this, photosynthetic pigments and their derivatives were chosen as biomarkers. Pigments were analyzed with HPLC (high performance liquid chromatography).

Sampling was carried out during the JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) Pilot Study in four different areas of the North Atlantic (18°N/30°W, 33°N/20°W, 47°N/20°W and 58°N/20°W). Lagrangian drift experiments, lasting one to two weeks, were performed at these sites between 27<sup>th</sup> of March and 8<sup>th</sup> of June 1989. The main object was to follow and to investigate the northward spread of the spring bloom. Another study was carried out from 7<sup>th</sup> to 11<sup>th</sup> of August 1988 at 47°N/20°W.

It was only possible to apply the Lagrangian sampling strategy at 33°N and 58°N. At 18°N and 47°N the drifting sediment traps left the initially investigated water bodies five to six days after the beginning of the experiments and got caught in fronts of other masses of water. Because of its short duration the study done in August, 1988 at 47°N should be considered more of a "snap shot".

Pigments were analyzed in samples from the water column and from sediment traps, which drifted at different depths beneath the euphotic zone and the seasonal pycnocline. Additional investigation was done at 47°N and 58°N with fecal pellets of the zooplankton as well as with samples from sediment traps of moorings that were exposed for one year at these two sites (at 47°N from 26<sup>th</sup> of May 1988 to 30<sup>th</sup> of April 1989, at 59°N from 25<sup>th</sup> of June 1989 to 27<sup>th</sup> of May 1990).

The contribution of the different classes of phytoplankton to the standing stock of chlorophyll *a* in the water column, in sediments and fecal pellets was determined by converting the class-specific marker pigments to equivalents of chlorophyll *a*. Such calculation was done using the appropriate conversion factors obtained from the literature.

The different hydrographic and chemical regimes in the four areas of investigation found their expression in significantly different pigment compositions and, consequently, phytoplankton communities. Each community represented a different stage of maturity between the extremes of a turbulent, eutrophic regime and a well stratified, oligotrophic regime. At the oligotrophic site at 18°N small phytoplankton (cyanophyceae and chlorophyll *b*-carrying algae) dominated. The situations at 33°N and 47°N (in the first water body) could be considered as terminal stages of a spring bloom with strong dominance of diatoms (fucoxanthin). At 33°N the already higher contribution of smaller algae (chlorophyll *b*-carrying species and prymnesiophyceae) indicated a greater maturity of the system. The investigations at 58°N and 47°N (August, 1988 and May, 1989 in the second water body) exhibited pigment signals which are typical for transitional

stages. Prymnesiophyceae (19-hexanoyl-oxy-fucoxanthin) predominated in all three cases. There was also significant contribution of chrysophyceae (19-butanoyl-fucoxanthin) at 47°N in August, 1988. During the exhaustion of nutrients at these sites small chlorophyll *b*-, lutein- and prasinoxanthin-carrying algae gained in importance. Contrary to expectations, autotrophic **dinoflagellates** (peridinin) did not contribute significantly to the standing stock of chlorophyll *a* at any of the sites. They showed relative importance only at 47°N in the second water body (10%) and in the same area in August, 1988 (16%).

Interesting changes of the communities could be observed in the course of the drift experiments at 18°N and 33°N. At 18°N an intrusion of subtropical salinity maximum water in the pycnocline elevated the nutricline. This transported nutrients into initially oligotrophic layers of the euphotic zone and caused a significant increase of the contribution of prymnesio- and chrysophyceae at these depths. A similar intrusion of nutrients at the bottom of the euphotic zone at 33°N caused a relative increase of diatom-abundance. The crossing of the front between the two water bodies at 47°N was apparent from the relative abrupt changes in pigment composition both in the water column and in fecal pellets and sediments.

The model of the vertically different distribution of the phytoplankton classes in the euphotic zone is corroborated by the pigment analyses which were carried out. The most important factor seems to be adaptation to different light and nutrient regimes. The vertically different distribution patterns in the four regions could be explained mainly by the different pigment compositions and, consequently, absorption characteristics of the cells.

The vertical export of organic material varied greatly between all the areas. The highest flux of chlorophyll *a* -and its derivatives phaeophytines and -phorbides and chlorophyllides (as sum: *a*-chlorines)- was noted at 58°N. In the first two days of the experiment a pulse-like flux was observed. This meant a minimum export production (*a*-chlorines -converted into organic carbon- relative to primary production) of 7.2%. This pulse was probably caused by a storm which had passed the region one day before the beginning of the experiment and had mixed significant proportions of phytoplankton to depths beneath 100 m. In the following days export was 1.4% on average and still higher than at the other sites. Comparison of marker pigments in the water column and the sediments showed strong selective sinking of diatoms. The lowest flux of *a*-chlorines was observed at 47°N in August, 1988. Here the minimum export production was only 0.02% of primary production. This community was therefore the most efficient of all in retaining nutrients in the system. Only chlorophyll *b* was able to be detected as marker pigment. In second place -relative to export production (0.6-0.7%)- were the sites at 33°N and 47°N (the second water body). In third place (0.3%), was the one at 47°N (the first water body). The latter showed a selective export of diatom pigments. The area at 18°N exhibited an even lower export production of 0.1% of primary production. Here prymnesiophyceae (coccolithophorids) dominated the sunken plant biomass.



The influence of fecal material on sinking processes can be estimated by the amount of phaeophorbides relative to residual chlorophyll *a* in the sediment traps. Results are available from the experiments at 47°N and 58°N. The lowest influence was observed at 47°N in August, 1988 and at 58°N. This influence was somewhat higher in May, 1989 at 47°N in the first water body. The highest amount of phaeophorbides relative to chlorophyll *a* was noted in the sunken material of the second water body at 47°N. Comparison of the pigment signal of the material from the sediment traps with that of fecal pellets (zooplankton ranging in size from 500 to 1000  $\mu\text{m}$ ) showed important contribution of this size class to the sinking processes only at 47°N (the second water body) and at 58°N. In the first water body at 47°N it seemed, that the major contribution to vertical flux came from the grazing activity of the abundant appendicularians. Comparison of the relative content of pigments of zooplankton (e.g. astaxanthin) in the fecal pellets showed a development of the zooplankton community at 58°N toward a more omnivore behavior than for instance at 47°N. Analyses of the marker pigments from the fecal pellets showed feeding preferences of the zooplankton relative to the existing phytoplankton classes at 47°N and 58°N. No experiments with fecal pellets were performed at the other sites.

Pigment analyses of the material from the annual moorings demonstrated a high contribution of diatoms throughout the year at 58°N. At 47°N this group dominated the sunken pigments only during the spring bloom. The knowledge won from the process studies could be used for the interpretation of the pigment signals of the annual moorings. These signals appear to be a good tool for understanding the seasonal succession of the different regimes of production and sedimentation that took place in the water column over the sediment traps.

Apart from the field studies, experiments were performed to test the efficiency of chloroform, formaldehyde, sodium azide, mercurium and glutaraldehyde in conserving pigments, their derivatives and POC/PON, as well as their ability to inhibit bacterial activity. For every preservative two concentrations were tested. Best conservation of pigments was obtained with sodium azide and glutaraldehyde. During the drift studies poisoned and nonpoisoned traps (formaldehyde) were used simultaneously. Comparison of the pigment analyses showed the need of using poisons or preservatives to prevent feeding activities of zooplankton in sediment traps, even when the trap is exposed for only one day.

## **DANKSAGUNG**

Mein besonders herzlicher Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Bernt Zeitzschel. Auch nach meiner längeren, beruflich bedingten Abwesenheit von der universitären Forschung gab er mir die Möglichkeit zu promovieren. Ebenso danke ich ihm für seine Geduld und motivierende Unterstützung.

Der Deutschen Forschungs-Gemeinschaft danke ich für die Doktoranden-Stelle im Rahmen des Projektes "Partikelfluß im Nordatlantik".

Herrn Prof. Dr. Jürgen Lenz möchte ich an dieser Stelle für seine stets aufmunternden Worte sehr danken.

Herr Dr. Helmut Maske war derjenige, unter dessen Anleitung ich die Technik der HPLC erlernte und die Experimente zur Konservierung von Pigmenten in Sinkstoffen durchführen konnte. Die grundlegenden Gedanken zu den Zielen der vorliegenden Arbeit entstammen aus den sehr fruchtbaren Diskussionen mit ihm. Dafür sei ihm herzlichst gedankt. Wie er, so erleichterte mir auch Frau Dr. B. Babenerd das Wiedereintauchen in die Denkungsart der ökologischen Grundlagen-Forschung. Auch ihr herzlichen Dank.

Meinem Freund und Kollegen Herrn Dipl. Biol. Joachim Herrmann sei sehr herzlich für seine große Hilfe bei dem Erlernen des Umgangs mit Computern gedankt.

Zu großem Dank bin ich Herrn Dr. Christian Stienen verpflichtet. Er lehrte mich den Umgang mit Sinkstoff-Fallen sowie die Organisation und Durchführung wissenschaftlicher Expeditionen. Darüberhinaus gab mir sein Wissen viele Impulse, die sich bei der Ausarbeitung des theoretischen Hintergrundes der vorliegenden Arbeit niederschlugen.

Vielen herzlichen Dank den unermüdlichen Korrekturlesern Dipl. Biol. Monika Deckers, Dipl. Biol. Christoph Humborg, Dr. Wolfgang Koeve, Dipl. Biol. Ilka Peeken, Dr. Rolf Peinert, Dipl. Ozeanogr. Sigrid Podewski und Dr. Gerald Schneider! Die Diskussionen mit ihnen haben viel zu Inhalt und Aufbau der vorliegenden Arbeit beigetragen.

Den Schiffsleitungen und Mannschaften der Forschungs-Schiffe METEOR und POSEIDON sei an dieser Stelle für ihre große Hilfsbereitschaft und Professionalität aufrichtig gedankt.

Eine unverzichtbare Hilfe bei der Durchführung vieler Arbeiten an Land und auf See sowie bei der Vorbereitung der Expeditionen waren mir Peter Fritsche, Rolf Werner, Uschi Junghans und Rolf Grigoleit. Für ihre freundliche Unterstützung vielen Dank!

Herrn Dr. F. Mantoura vom Plymouth Marine Laboratory sei für die Vorarbeit bei den Experimenten mit Konservierungsmitteln für Sinkstoffe herzlich gedankt.

**Nicht zuletzt möchte ich mich bei Dr. Alvaro Morales bedanken. Mit ihm teilte ich die meiste Zeit das Arbeits-Zimmer. Er als Zoo-Planktologe und ich als Phyto-Planktologe ergänzten uns hervorragend. Gedankt sei ihm für seine Freundschaft und seine stets gute Laune.**

**Besonderen Dank und Anerkennung haben meine Frau und meine Eltern für ihre Unterstützung und ihr Verständnis verdient. Euch herzlichsten Dank!**

## INHALT

1 EINLEITUNG .....	1
1.1 Allgemeiner Hintergrund .....	1
1.2 Die Bedeutung der Pigment-Analyse für das Verständnis des Kohlenstoff-Kreislaufes im Ozean .....	5
2 MATERIAL UND METHODEN .....	10
2.1 Untersuchungsgebiete .....	10
2.2 Probennahme .....	13
2.2.1 Wassersäulen .....	13
2.2.2 Sinkstoff-Fallen .....	13
2.2.3 Licht- und Fluoreszenzmessungen .....	15
2.2.4 Zooplankton und Kotballen .....	16
2.3 HPLC (High Performance Liquid Chromatography) .....	18
2.3.1 Funktionsweise .....	18
2.3.2 Bord-Anlage .....	19
2.3.3 Labor-Anlage .....	20
2.3.4 Eichungen .....	21
2.3.5 Extraktion und Probenvorbehandlung .....	23
2.3.6 Reproduzierbarkeit .....	23
2.4 Experimente zur Effizienz verschiedener Konservierungsmittel in Sinkstoff-Fallen .....	23
2.4.1 Ergebnisse der Konservierungs-Experimente .....	25
2.5 Methodenvergleiche .....	36
2.5.1 Ergebnisse und Diskussion der Methodenvergleiche .....	36
2.5.1.1 Chlorophyll <i>a</i> trichromatisch und mit HPLC gemessen .....	36
2.5.1.2 Vergleich der Populations-Zusammensetzung nach der Utermöhl- und der HPLC-Methode .....	37
2.6 Kritik der angewandten Methoden .....	40
2.6.1 Die Verwendung von Pigmenten und deren Abbauprodukten als Biomarker .....	40
2.6.2 Die Messung des Pigmentflusses mit Sinkstoff-Fallen .....	47
2.6.3 Der Lagrange'sche Ansatz .....	49
3 ERGEBNISSE UND DISKUSSION DER FELDUNTERSUCHUNGEN .....	51
3.1 Hinweise zum Ergebnisteil .....	51
3.2 Tropisches Gebiet (18°N/30°W), Driftexperiment I (27. März - 6. April 1989) .....	53
3.2.1 Wassersäulen .....	53
3.2.2 Diskussion .....	55
3.3 Subtropisches Gebiet (33°N/21°W), Driftexperiment II (16. - 24. April 1989) .....	56
3.3.1 Wassersäulen .....	56
3.3.2 Diskussion .....	59
3.4 Boreales Gebiet bei 47°N/20°W .....	60
3.4.1 POSEIDON 149 (7.-11. August 1988) .....	60
3.4.1.1 Wassersäule .....	60
3.4.1.2 Vertikaler Fluß .....	63
3.4.2 Driftexperiment III (8.-20. Mai 1989) .....	63
3.4.2.1 Wassersäulen .....	63
3.4.2.2 Vertikaler Fluß .....	75
3.4.2.3 Kotballen .....	85
3.4.3 Diskussion .....	88

---

3.5 Gebiet im Bereich der Subarktischen Front (58°N/20°W), Driftexperiment	
IV (29. Mai - 8. Juni 1989) .....	98
3.5.1 Wassersäulen .....	98
3.5.2 Vertikaler Fluß .....	109
3.5.3 Kotballen .....	118
3.5.4 Diskussion .....	121
4 ALLGEMEINE UND VERGLEICHENDE DISKUSSION .....	125
4.1 Die Phytoplankton-Gemeinschaften der verschiedenen Gebiete .....	125
4.2 Der Partikelfluß in den verschiedenen Gebieten .....	134
4.3 Ausblick .....	137
5 ZUSAMMENFASSUNG .....	139
6 LITERATUR .....	143
7 ANHANG .....	165

## LISTE DER ABBILDUNGEN

Karte der Untersuchungsgebiete .....	10
Sonde für Licht- und Fluoreszenzmessungen .....	16
Behälter zum Sammeln von fecal pellets .....	17
Aufbau der HPLC-Anlagen .....	18
Sterische Veränderungen durch Formalin (Chromatogramm) .....	27
Konservierungsexperimente: Bakterienaktivität .....	29
Konservierungsexperimente: POC und PON .....	30
Konservierungsexperimente: POC und PON .....	31
Konservierungsexperimente: Chlorophyll a und Phaeophorbide .....	32
Konservierungsexperimente: Fucoxanthin und Peridinin .....	33
Konservierungsexperimente: Chl.c, Mittelwerte, ster. Veränd. ....	34
Methodenvergleiche .....	39
Chemotaxonomie der Pigmente .....	40
Lineare Regression (gemessenes zu errechnetem Chlorophyll a) .....	44
Vertikalprofile und Populationszusammensetzung DEX I .....	54
Vertikalprofile und Populationszusammensetzung DEX II .....	58
Chromatogramm einer Wasserprobe aus 30 m, August 1988, 47°N .....	61
Vertikalprofile und Populationszusammensetzung POSEIDON 149 .....	62
Sinkstoffe POSEIDON 149 .....	63
Driftbahn des Langzeitdrifters bei 47°N .....	64
Chromatogramm einer Wasserprobe aus 5 m, Station 437, 47°N .....	65
Vertikale Verteilung Chlorophyll a DEX III .....	66
Vertikalprofile DEX III .....	68
Isoplethen von Temperatur, NO <sub>3</sub> , SiO <sub>4</sub> , NH <sub>3</sub> während DEX III .....	69
Primärproduktion und Zusammensetzung der Population DEX III .....	70
Populationszentren DEX III .....	71
Populationszentren und Primärproduktion DEX III .....	72
Profile von Chlorophyll a und Phaeophorbiden DEX III .....	73
Anteil der einzelnen Klassen im Chlorophyll-Maximum DEX III .....	74
Freßdruck und Phaeophorbide DEX III .....	74
Chromatogramm der Sinkstoffe aus 80 m, 13. Mai 1989, 47°N .....	75
Sinkstoffe DEX III .....	79
Sinkstoffe DEX III, Fortsetzung .....	80
Sinkstoffe DEX III, Zusammenfassung .....	81
Sinkstoffe Jahresverankerung bei 47°N .....	82
Sinkstoffe Jahresverankerung 47°N, Fortsetzung .....	83
Sinkstoffe Jahresverankerung 47°N, Fortsetzung .....	84
Chromatogramm der Kotballen aus Station 445, 47°N .....	85
Kotballen DEX III .....	87
Driftbahn des Langzeitdrifters bei 58°N .....	98
Chromatogramm einer Wasserprobe aus 5 m, Station 611, 58°N .....	99
Vertikale Verteilung Chlorophyll a DEX IV .....	100
Vertikalprofile DEX IV .....	102
Isoplethen von Temperatur, NO <sub>3</sub> , SiO <sub>4</sub> , NH <sub>3</sub> während DEX IV .....	103
Primärproduktion und Zusammensetzung der Population DEX IV .....	104
Populationszentren DEX IV .....	105
Populationszentren und Primärproduktion DEX IV .....	106
Profile von Chlorophyll a und Phaeophorbiden DEX IV .....	107
Anteil der einzelnen Klassen im Chlorophyll-Maximum DEX IV .....	108
Freßdruck und Phaeophorbide DEX IV .....	108
Chromatogramm der Sinkstoffe aus 100 m, 30. Mai 1989, 58°N .....	109
Sinkstoffe DEX IV .....	113
Sinkstoffe DEX IV, Fortsetzung .....	114

---

Sinkstoffe DEX IV, Zusammenfassung .....	115
Sinkstoffe Jahresverankerung 59°N .....	116
Sinkstoffe Jahresverankerung 59°N, Fortsetzung .....	117
Sinkstoffe Jahresverankerung 59°N, Fortsetzung .....	118
Chromatogramm der Kotballen aus Station 596, 58°N .....	119
Kotballen DEX IV .....	120
Dendrogramm der Pigment-Cluster .....	131
Populationen in der euphotischen Zone der Gebiete I-IV .....	132
Vertikaler Anteil der Größenklassen am Chlorophyll .....	133

## LISTE DER TABELLEN

Übersicht aller Stationen der 4 Untersuchungsgebiete .....	12
Expositionszeiten der Jahresverankerung bei 47°N .....	15
Expositionszeiten der Jahresverankerung bei 59°N .....	15
Absorptions-Eigenschaften der verschiedenen Pigmente .....	22
Konzentrationen der getesteten Konservierungsmittel .....	25
Ursprungskonzentrationen der getesteten Parameter .....	25
Übersicht über die Konservierungseffizienzen .....	35
C/Chlorophyll a-Verhältnisse einzelner Taxa .....	38
Verhältnisse Chlorophyll a zu Markerpigmenten .....	41
Codierung der Peaks in den Chromatogrammen .....	52
Verweildauer der Forschungs-Schiffe, 47°N .....	88
Verweildauer der Forschungs-Schiffe, 58°N .....	121
Vertikalverteilung der Taxa .....	127
Vergleichstabelle .....	137
Abkürzungen .....	165
POS 149: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule .....	166
DEX I: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule .....	166
DEX II: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule .....	167
DEX III: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule .....	168
DEX IV: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule .....	174
DEX III: Pigmente im Tagesdrifter ohne Formalin .....	181
DEX III: Pigmente, Massenfl., POC, Tagesdrifter mit Formalin .....	182
DEX III: Pigmente im Langzeitdrifter .....	182
Jahresverankerung bei 47°N: Pigmente, Massenfluß und POC .....	183
DEX IV: Pigmente im Tagesdrifter ohne Formalin .....	184
DEX IV: Pigmente, Massenfluß, POC, Tagesdrifter mit Formalin .....	185
DEX IV: Pigmente im Langzeitdrifter .....	185
Jahresverankerung bei 59°N: Pigmente, Massenfluß und POC .....	186
POS 149: Pigmente im Tagesdrifter mit Formalin .....	187
Rohdaten der Utermöhl-Zählungen .....	188



---

# **1 EINLEITUNG**

## **1.1 Allgemeiner Hintergrund**

Seit dem letzten Jahrzehnt richtet sich die Aufmerksamkeit der Weltöffentlichkeit auf eine mögliche, von der Menschheit verursachte Erwärmung der Erdatmosphäre. Besonders besorgniserregend sind dabei die bis heute nur schwer vorhersagbaren Auswirkungen dieser Erwärmung auf das globale Klima und das lokale Wettergeschehen.

Die Strahlungsbilanz, d.h., die Differenz zwischen der in die Atmosphäre eindringenden und der im gesamten Ökosystem der Erde verbleibenden elektromagnetischen Strahlung der Sonne, hängt hauptsächlich vom Gehalt der Atmosphäre an folgenden Stoffen ab:

- Wasserdampf (1)
- Wolken (2)
- Kohlendioxid (3)
- Ozon (4)
- Aerosole (5)
- Methan (6)
- Lachgas (7)
- Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe (8)

Die gezeigte Reihenfolge entspricht der Klimawirksamkeit der einzelnen Stoffe, bezogen auf ihre derzeit in der Atmosphäre vorliegenden Konzentrationen (FISCHER und GRASSL, 1989).

Die relativ neue Erkenntnis ist, daß die Menschheit durch ihre industriellen und landwirtschaftlichen Aktivitäten das globale Klima verändern kann. Von den oben genannten Stoffen werden besonders die Substanzen 3, 4, und 6-8 in ihrer Konzentration in der Atmosphäre anthropogen beeinflusst. Kohlendioxid ist einer der wichtigsten Spurenstoffe, die zusätzlich zu dem natürlichen den durch den Menschen verursachten "Treibhauseffekt" bewirken. Der derzeitige Anteil des Kohlendioxids an diesem anthropogenen Effekt liegt bei 55% (IPCC 1990).

Der CO<sub>2</sub>-Gehalt der Atmosphäre hat sich in den letzten einhundert Jahren um etwa 25% erhöht (BROECKER 1987). Nach dem aktuellen Wissensstand wird davon ausgegangen, daß von den 7-8 Gigatonnen (Gt) anthropogener Kohlenstoff-Emission, die als CO<sub>2</sub> jedes Jahr zusätzlich in die Atmosphäre gelangen ( $6,0 \pm 0,5$  Gt durch die Energiegewinnung mit fossilen Brennstoffen und  $1,6 \pm 1,0$  Gt durch Landnutzung wie z.B. Waldrodung), schätzungsweise  $2,0 \pm 0,8$  Gt von den Ozeanen aufgenommen werden (IPCC 1992). In der Atmosphäre akkumulieren ungefähr  $3,4 \pm 0,2$  Gt a<sup>-1</sup>. Der verbleibende Rest von annähernd 2,2 Gt muß dann von den terrestrischen Ökosystemen aufgenommen werden. Allerdings sind diese Annahmen

noch sehr ungenau. Für ein Verständnis und damit für eine Voraussagbarkeit des Klimageschehens ist es deshalb unabdingbar, den globalen Kohlenstoffkreislauf zu erforschen und genauer zu bilanzieren.

Angesichts der wichtigen Rolle der Ozeane als Senke für  $\text{CO}_2$  und mit der Absicht, die Mechanismen des Transportes von Kohlenstoff in das Innere der Ozeane besser zu verstehen, wurde 1987 ein internationales Forschungsprogramm mit dem Namen "JOINT GLOBAL OCEAN FLUX STUDY" (JGOFS) ins Leben gerufen (SCOR 1987, JGOFS 1990). An diesem Programm arbeiten wissenschaftliche Institute aller Disziplinen der Meeresforschung und Meteorologie aus derzeit 29 Nationen zusammen.

Die wissenschaftlichen Ziele von JGOFS wurden wie folgt definiert:

- 1.: Die Bestimmung und das Verständnis derjenigen Prozesse, welche die zeitlichen Änderungen der Kohlenstoff-Flüsse und der damit zusammenhängenden biologischen Elemente kontrollieren, sowie die Einschätzung der damit gekoppelten Austauschprozesse mit der Atmosphäre, dem Meeresboden und den Küsten.**
- 2.: Die Entwicklung der Fähigkeit, Voraussagen über die Reaktion der biogeochemischen Prozesse im Ozean auf anthropogene Einflüsse machen zu können, speziell im Hinblick auf die Veränderung des Klimas.**

Für den Transport von Kohlendioxid aus der Atmosphäre in das Innere der Ozeane sind drei Fluß-Systeme verantwortlich: Die physikalische oder "Löslichkeits-Pumpe", die "biologische Pumpe" und die mit ihr zusammenhängende "Karbonat-Pumpe" (LONGHURST und HARRISON 1989). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit der "biologischen Pumpe". Deshalb soll hier näher auf sie eingegangen werden.

Die Fähigkeit der pflanzlichen Lebensformen im Ozean (Phytoplankton), gelöstes  $\text{CO}_2$  unter Ausnutzung des Sonnenlichtes in organische Moleküle zu überführen und in ihre Zellsubstanz einzubauen, entzieht dem Wasser dieses Gas und sorgt so für eine Differenz der Partialdrücke an der Grenzfläche von Ozean zu Atmosphäre. Dies ist der erste Schritt der "biologischen Pumpe". Der Unterschied der Partialdrücke sorgt nun für eine Nachlieferung des  $\text{CO}_2$  aus der Atmosphäre in den Lebensraum der Phytoplankter. Für den Teil des Kohlenstoffs, der letztendlich über geologische Zeiträume im Sediment des Meeresbodens gebunden und damit dem Kreislauf langfristig entzogen werden kann, sind hauptsächlich biologische Prozesse verantwortlich. Je nach Aufbau des Nahrungsnetzes in den planktonreichen, oberflächennahen Schichten der Ozeane können mehr oder weniger große Teile der hier gebildeten organischen Substanz absinken oder auch aktiv nach unten transportiert werden (s.u.). Dies ist der zweite Schritt der "biologischen Pumpe". Das absinkende Material kann mit Sinkstoff-Fallen in verschiedenen Tiefenhorizonten aufgefangen und analysiert werden. Art und Zusammensetzung des absinkenden Materials hängen von der jeweiligen Struktur dieses

Nahrungsnetzes ab (PEINERT *et al.* 1989). Grundsätzlich werden nach heutigem Wissen zwei Extreme von trophischen Systemen unterschieden: Das System der "neuen" und das der "regenerierten" Produktion (DUGDALE und GOERING 1967, EPPLEY und PETERSON 1979). Neue Produktion findet dort statt, wo nitratreiches Tiefenwasser in die euphotische Zone gemischt wird, beruht also auf allochthonem Stickstoff, während regenerierte Produktion auf autochthonen Stickstoff (Ammonium, Harnstoff, gelöster organischer Stickstoff), also auf die Exkretion von Heterotrophen zurückgeht. Je nachdem, welches der beiden Systeme vorherrscht, und wie stark auto- und heterotrophe Aktivitäten synchronisiert sind, kann man in Sinkstoff-Fallen, die knapp unterhalb der euphotischen Zone bzw. der saisonalen Dichte-Sprungschicht treiben oder verankert sind, die folgenden Sinkstoff-Typen erwarten:

- 1.: Verstärktes, pulsartiges Absinken von Autotrophen (Phytoplankton) am Ende von Zeiten intensiver neuer Produktion, in denen die Entwicklung von Konsumenten und Produzenten entkoppelt war (v. BODUNGEN *et al.* 1986, SMETACEK 1988).
- 2.: Hoher Anteil von Fäzes bei schnellem Wegfraß der autotrophen Population durch schwarmbildende Zooplankter, wie zum Beispiel Krill oder Salpen (v. BODUNGEN *et al.* 1987, BATHMANN 1988, STIENEN *et al.* 1988, SMETACEK *et al.* 1990).
- 3.: Mehr oder weniger heterogenes Material aus trophisch hochvernetzten Regimen (TAYLOR 1989, SILVER und GOWING 1991), in denen die einzelnen Kompartimente bestrebt sind, das Absinken und damit den Verlust an organischer Substanz zu minimieren (regenerierende Systeme). Das letztlich abgesunkene Material besteht dann hauptsächlich aus Zooplankton und dessen Resten, wie zum Beispiel Exuvien von Crustaceen, Fangapparaten von Pteropoden oder Appendikularien, Kalk- bzw. Silikatschalen von Foraminiferen und Radiolarien, aber auch Resten von Phytoplankton, wie Coccolithen (Kalk) und Silikatschalen von Diatomeen.

Da die meisten der unter den Punkten 1 und 3 genannten Partikel nur wenige  $\mu\text{m}$  Größe haben, sind ihre Sinkgeschwindigkeiten nach dem Stoke'schen Gesetz so gering, daß sie Jahre bis Jahrzehnte benötigten, um zum Meeresboden zu gelangen (EPPLEY *et al.* 1967, SMAYDA 1970, BIENFANG 1980, 1981). Zum Beispiel fand BIENFANG (1980) für Phytoplankter von 3-20  $\mu\text{m}$  (Nanoplankton) Sinkgeschwindigkeiten zwischen 0,34 und 0,83  $\text{m d}^{-1}$  und für Zellgrößen von 20-100  $\mu\text{m}$  (Mikroplankton) solche zwischen 0,95 und 1,65  $\text{m d}^{-1}$ . Zellen kleiner als 2  $\mu\text{m}$  (Pikoplankton) tendierten dazu, überhaupt nicht abzusinken. Derart würden den Partikeln auf ihrem Weg nach unten durch bakterielle Aktivität und wiederholtes Gefressenwerden so viele organische Nährstoffe entzogen, daß die benthische, vom Partikelregen abhängige Fauna kaum überleben könnte. Außerdem wäre auch der Anteil des auf längere Zeiträume im Sediment gebundenen Kohlenstoffs erheblich geringer als er

tatsächlich ist. Voraussetzung für einen schnellen Vertikaltransport ist also ein "Zusammenpacken" dieser kleinen Partikel (FOWLER und KNAUER 1986). Dies geschieht in den Ozeanen auf verschiedene Weise:

- 1.: Aggregatbildung: An der Bildung dieser Teilchentypen, auch "marine snow" genannt (SUZUKI und KATO 1953, ALLDREDGE und SILVER 1988), können grundsätzlich alle in der Wassersäule sich befindenden Partikel beteiligt sein. Dies zeigten mikroskopische Untersuchungen von "marine snow", der von Tauchern *in situ* gesammelt wurde (z.B. BEERS *et al.* 1986). Die Mechanismen, die zur Bildung führen, sind sowohl physikalischer (z.B. Langmuir-Zellen, ozeanographische Fronten) als auch biologischer Natur. Zu den bekanntesten Beispielen zählt das Verkleben (durch Absonderung von Muco-Poly-Sacchariden) und Verhaken (durch Zellwandfortsätze) von einzelnen Diatomeenzellen, was zur Bildung von Aggregaten bis zur Größe im Zentimeterbereich führen kann (ALLDREDGE und GOTSCHALK 1989). Diese erreichen so hohe Sinkgeschwindigkeiten, daß sie innerhalb weniger Wochen den ozeanischen Meeresboden erreichen können. Auf ihrem Weg nach unten lagern sich auch andere organische und anorganische Teilchen sowie gelöste Stoffe an, sodaß obere Wasserschichten regelrecht "freigefegt" werden können. Dieser Mechanismus hat für die Diatomeen den Sinn, sich nach der Nährsalzverknappung am Ende ihrer Massenentwicklung dem Gefressenwerden zu entziehen und Sporen zu bilden, die als Saatpopulationen darauf warten können, daß neue Nährsalze in die euphotische Zone gemischt werden (SMETACEK 1985).
- 2.: Der zweite Mechanismus, der zu einem Zusammenpacken von kleinen Partikeln führt, ist die Bildung von Kotballen durch das Zooplankton (SMALL *et al.* 1987). Filtrierer, wie Salpen oder Appendikularien, können Teilchen bis  $<1\ \mu\text{m}$  fressen, und so fast unsinkbare organische Substanz zum teilweise sehr raschen Absinken bringen (HARBISON und McALISTER 1979, PFANNKUCHE und LOCHTE 1993). Auch die Produktion von Kotballen des Krills führt zu raschem Sedimentieren ganzer Phytoplankton-Populationen (SMETACEK *et al.* 1990). Die Rolle der Fäzes von Copepoden im Sedimentationsgeschehen ist dagegen umstritten und variiert je nach Typ des trophischen Systems (SMETACEK 1980, SMALL *et al.* 1983, 1987, BATHMANN *et al.* 1987, HARRISON *et al.* 1993, DAM *et al.* 1993). Andere Untersuchungen (z.B. GOWING und SILVER 1985) zeigten, daß auch kleine Kotballen (3-50  $\mu\text{m}$ ), die z.B. von Radiolarien oder Hydromedusen produziert wurden, signifikant zum vertikalen Transport von organischem Kohlenstoff beitragen können.

Außerdem ist auch ein aktiver, biologischer Transport von der im produktiven Epipelagial gebildeten Biomasse durch die Vertikalwanderung von Zooplanktern möglich (VINOGRADOW 1968, ANGEL 1988, LONGHURST *et al.* 1990).

Nach den oben genannten Zielen von JGOFS stellt also die Messung des vertikalen Flusses in den Ozeanen eine der herausragenden Aufgaben dar. Als Instrumente stehen dafür die schon in den siebziger Jahren entwickelten Sinkstoff-Fallen zur Verfügung (ZEITZSCHEL *et al.* 1978). Diese werden nun, auch in teilweise abgewandelter Form (HONJO und DOHERTY 1988), von allen an JGOFS beteiligten Nationen verwendet und in verschiedenen Tiefen sowohl stationär verankert (Euler'scher Ansatz) als auch driftend eingesetzt (Lagrange'scher Ansatz).

## **1.2 Die Bedeutung der Pigment-Analyse für das Verständnis des Kohlenstoff-Kreislaufes im Ozean**

Basis der vorliegenden Arbeit ist die Messung von Pigmenten und deren Abbauprodukten in suspendiertem und abgesunkenem Material, in Kotballen von Mesozooplankton, sowie ihre Verwendung als "Biomarker" (s.u.). Die verwendete Methode ist die sogenannte "High Performance Liquid Chromatography" (HPLC), die es ermöglicht, komplexe Stoffgemische zu trennen und die einzelnen Komponenten zu bestimmen sowie zu quantifizieren. Für Pigmente und deren Derivate speziell wurde diese Technik schon 1978 entwickelt (HAJIBRAHIM *et al.* 1978). Diese Methode arbeitete mit einem "normal phase"-System und erwies sich als sehr zeitaufwendig. Später wurde dann die "reversed phase"-Technik verwendet, die eine Analysenzeit von unter einer Stunde pro Probe erlaubt (LIEBEZEIT 1980, BRAUMANN und GRIMME 1981, MANTOURA und LLEWELLYN 1983).

Grundlage für die Diskussion der vorliegenden Ergebnisse dieser Pigmentmessungen ist folgende Erkenntnis: Kohlenstoff wird im Phytoplankton mit Hilfe der von den Pigmenten absorbierten Sonnenenergie fixiert. Diese Pigmente können in zwei Kategorien unterteilt werden: In die der fluoreszierenden Chlorine und jene der nicht-fluoreszierenden Carotinoide. Da sich die verschiedenen Phytoplankton-Klassen hinsichtlich ihrer Pigment-Ausstattung unterscheiden, können einzelne Chlorophylle und Carotinoide als taxonomische Marker für Algen-Populationen verwendet werden (s.u.). Die Veränderungen dieser Pigmente in der Wassersäule und in sedimentierendem Material hängen davon ab, ob die Phytoplankter als lebende bzw. alternde Zellen absinken oder ob sie von Zooplankton gefressen werden. Messungen von Pigmenten und deren Abbauprodukten in der Wassersäule, in Kotballen und in abgesunkenem Material verschiedener Tiefenhorizonte können also helfen, die Abbauege der Pigmente zu erhellen und damit auch die Ausnutzung des Kohlenstoffes und seines Flusses zu verstehen (HEAD und HORNE 1993).

Pigmente und deren Derivate können daher als "Biomarker" benutzt werden. Das Konzept der Biomarker geht auf die Arbeiten von TREIBS (1936) zurück. Er definierte einen Biomarker als Substanz, die **a:** für eine Organismengruppe spezifisch ist, **b:** in genügender Menge gebildet wird und **c:** deren Kohlenstoff-Gerüst auch nach Veränderung durch Ab- und Umbauprozesse noch auf seinen Ursprungsstoff zurückgeführt werden kann. Er selbst erkannte, daß die in

Bitumen gefundenen Metallo-Porphyrine auf biologisch erzeugte Tetrapyrrole zurückgehen und schloß daraus, daß Erdöl biologischen Ursprungs ist. Darauf baute sich das gesamte Konzept der organischen Geochemie auf und später konnte tatsächlich nachgewiesen werden, daß diese Metallo-Porphyrine von Chlorophyllen abstammen (HODGSON *et al.* 1967, BAKER und SMITH 1973).

Bisher ist schon eine Vielzahl von Phytoplanktonarten der verschiedenen Klassen mit Hilfe von chromatographischen Trennmethode auf ihr Pigmentbesteck untersucht worden. Hier sollen nur einige Arbeiten als Beispiel dienen: Untersucht wurden die Pigmente der Diatomeen von STAUBER und JEFFREY (1988), der Dinophyceae von JOHANSEN *et al.* (1974) und JEFFREY *et al.* (1975), der Prymnesiophyceae (zu denen auch die wichtigen Coccolithophoriden gehören) von ARPIN *et al.* (1976), BERGER *et al.* (1977), HAXO (1985), WRIGHT und JEFFREY (1987), JEFFREY und WRIGHT (1987), BJORNLAND *et al.* (1988), BIDIGARE (1989) und FOOKES und JEFFREY (1989), der Chrysophyceae von WITHERS *et al.* (1981), WRIGHT und JEFFREY (1987), VESK und JEFFREY (1987) und HOOKS *et al.* (1988), der Prasinophyceae von RICKETTS (1970), FOSS *et al.* (1984, 1986) und HOOKS *et al.* (1988), der Cryptophyceae von CHAPMAN (1966), RILEY und WILSON (1967) und HAGER und STRANSKY (1970b), der Chlorophyceae von HOOKS *et al.* (1988) und HAGER und STRANSKY (1970a), der Cyanophyceae von GUILLARD *et al.* (1985) und der erst vor kurzem entdeckten Klasse der Prochlorophyceae von CHISHOLM *et al.* (1988).

Auf Grund dieser Untersuchungen konnte eine Chemotaxonomie der Pigmente geschaffen werden (LIAAEN-JENSEN 1977, 1985; siehe auch Abbildung 13). Dies und die Erkenntnis, daß sich zwar die Mengen, nicht aber die Verhältnisse der meisten dieser Markerpigmente zu Chlorophyll *a* innerhalb einer Art auch unter verschiedenen Licht- oder Nährsalz-Angeboten nicht oder kaum ändern (z.B. CARRETO und CARTOGGIO 1976, WITHERS *et al.* 1981, KLEIN 1988), ermöglichen es, Populationen von Phytoplankton in ihrer Zusammensetzung, ihrem vertikalen Aufbau und ihren zeitlichen Veränderungen (Sukzession) zu beschreiben. Bis heute liegen aus den verschiedensten Meeresgebieten derartige Untersuchungen vor, beispielsweise aus dem tropischen Nord-Ost-Atlantik (GIESKES und KRAAY 1983a, 1986a), dem gemäßigten Nord-Ost-Atlantik (WILLIAMS und CLAUSTRE 1991, BARLOW *et al.* 1993), dem antarktischen Ozean (BIDIGARE *et al.* 1986, GIESKES und ELBRÄCHTER 1986, WRIGHT und JEFFREY 1987, BUMA *et al.* 1990), der Nordsee (GIESKES und KRAAY 1983a+b, 1986b), dem Nordpazifik (ONDRUSEK *et al.* 1991), dem westlichen tropischen Pazifik (EVERITT *et al.* 1990) und der Indonesischen See (GIESKES *et al.* 1988). Diese Arbeiten zeigten einen der wichtigsten Vorteile dieser Methode gegenüber der mikroskopischen Untersuchung von Phytoplankton-Populationen: An Hand der Pigmente lassen sich die mikroskopisch meist nicht bestimmbar Piko- und Nanoplankter auf dem Niveau von Klassen unterscheiden.

Untersuchungen der Pigment-Zusammensetzung in Fäzes von Zooplankton geben z.B. Aufschluß über Freßpräferenzen und Ernährungsweise (BURKILL *et al.* 1987, KLEPPEL 1988). Dasjenige Markerpigment, welches gegenüber der Wassersäule in den Fäzes angereichert vorliegt, zeigt eine Bevorzugung der zugehörigen Phytoplanktonklasse als Futter. Darüberhinaus gibt es Farbstoffe, die nur in Zooplanktern vorkommen (z.B. Astaxanthin in Crustaceen). Je nach Vorkommen und Verteilung von Pflanzen- und Tierpigmenten in Kotpillen kann dann entschieden werden, ob einzelne Zooplanktonarten oder ganze Populationen überwiegend herbi-, carni- oder omnivor sind (z.B. KLEPPEL *et al.* 1988).

Aus der Messung der taxonomisch verwendbaren Pigmente in abgesunkenem Material wird ersichtlich, wieviel eine jede der in der euphotischen Zone vorkommenden Klassen zum vertikalen Fluß beigetragen hat. Nach den Überlegungen von MARGALEF (1978) muß es dann möglich sein, Rückschlüsse auf das trophische System in der produktiven Zone zu ziehen. Dies ist besonders wichtig bei den Daten von Sinkstoff-Fallen, die den Jahresgang der Absinkprozesse registrieren und wo während der Zeit ihrer Exponierung keine Messungen in der darüberliegenden Wassersäule erfolgten. Nach MARGALEF (1978) sind große, unbewegliche Phytoplankter (Diatomeen) aufgrund ihres kleinen Verhältnisses von resorbierender Oberfläche zu Zellvolumen auf hohe Turbulenz und hohe Nährsalz-Angebote angewiesen. Finden sich nun in abgesunkenem Material hauptsächlich Pigmente der Diatomeen, so herrschte zu der entsprechenden Jahreszeit das Regime der neuen Produktion vor. Im umgekehrten Fall, also bei Dominanz von Pigmenten sehr kleiner und/oder beweglicher Phytoplankter (z.B. Chloro-, Prasino-, Cyano- oder Dinophyceae), stammte das abgesunkene Material aus stark stratifizierten, nährsalzverarmten Wasserkörpern mit regenerierter Produktion. Übergangs-Situationen werden durch abgesunkenes Material mit erhöhtem Anteil an Pigmenten von Prymnesiophyceae (Coccolithophoriden) charakterisiert (ONDRUSEK *et al.* 1991).

Eine weitere Möglichkeit, neben der taxonomischen Verwendung der reinen Pigmente, ist die Betrachtung ihrer Ab- und Umbauprodukte als Marker für Prozesse. Die wichtigste Gruppe ist dabei die der Derivate von Chlorophyll *a*: Phaeopigmente (Phaeophytine und Phaeophorbide), Chlorophyllide und sterische Iso- und Allomere. Chemisch gesehen fehlt den Phaeophytinen das Magnesiumatom, den Chlorophylliden der Phytolrest und den Phaeophorbiden beides.

Stereochemische Veränderungen (Allo- und Isomere) von Chlorophyll *a* vollziehen sich hauptsächlich in alternden Zellen (unveröffentlichte Daten von JENSEN, MYKLESTAD und PRAKASH in JENSEN und SAKSHAUG 1973). Chlorophyllide entstehen (hauptsächlich in Diatomeen) bei einsetzender, altersbedingter Zell-Lysis, wenn das Enzym Chlorophyllase

durch Esterspaltung den Phytolrest vom Chlorophyll *a* trennt (JEFFREY 1974). Diese beiden Derivate sind also als Marker für das relative Alter einer Phytoplankton- bzw. Diatomeen-Population verwendbar.

Phaeophorbide entstehen durch die, ebenfalls enzymatisch katalysierte, Esterspaltung Phaeophytin → Phytol + Phaeophorbid überwiegend im Verdauungstrakt von Zooplankton (SHUMAN und LORENZEN 1975, LOUDA und BAKER 1986). So kann zum Beispiel das im Material aus Sinkstoff-Fallen gemessene Verhältnis von Phaeophorbiden zu reinem Chlorophyll *a* Hinweise auf den relativen Einfluß des Grazings auf den vertikalen Transport der Pflanzenbiomasse geben (Absinken von Fäzes). Dasselbe Verhältnis kann als Maß für den Freßdruck in der Wassersäule herangezogen werden, den die Zooplankter auf eine Phytoplankton-Population ausgeübt haben (z.B. CARPENTER und BERGQUIST 1985, STROM und WELSCHMEYER 1991, HEAD und HARRIS 1992). Phaeophytine sind dagegen recht unspezifisch, da sie sowohl im Zooplankton als auch in den Pflanzenzellen selbst entstehen können. In der Zelle sind sie in den photosynthetischen Prozeß als Elektronenakzeptoren eingebunden (LIBBERT 1987).

Neben den Abbauprodukten von Chlorophyll *a* existieren natürlich auch solche der anderen Chlorophylle und der Carotinoide. Von diesen sind besonders diejenigen der Marker-Carotinoide wichtig, aber bisher nur wenig untersucht. Der Ab- und Umbau der Carotinoide im Verdauungstrakt der Zooplankter wird ebenfalls mit dem Schritt der Esterspaltung eingeleitet. Bisher wurden in Kotballen verschiedener Zooplankter, in Sinkstoffen und in suspendiertem Material Derivate von Fucoxanthin, 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin und Peridinin beschrieben (REPETA und GAGOSIAN 1981, 1982, 1987, NELSON 1989), die jeweils polarer als ihre Ursprungs-Stoffe waren.

Aufgrund dieser Voraussetzungen sollen am Beispiel von vier klimatisch unterschiedlichen Regionen des Nordatlantiks folgende Fragen untersucht werden:

- 1.: Welche Klassen des Phytoplanktons waren an der Zusammensetzung der Populationen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten beteiligt und wieviel trug jede Klasse zum Bestand von Chlorophyll *a* bei?
- 2.: Wie veränderten sich die Gemeinschaften über die Zeit?
- 3.: Gab es vertikale Unterschiede in der Verteilung der Klassen?
- 4.: Welche Klassen trugen wieviel zum vertikalen Fluß bei?
- 5.: Welchen Einfluß hatte die Freßaktivität der Zooplankter auf die Phytoplankton-Gemeinschaften und deren Absinken?
- 6.: Gab es Freßpräferenzen der Zooplankter im Hinblick auf einzelne Phytoplanktonklassen?



---

Weiterhin soll geprüft werden, wie es zu einer möglichen unterschiedlichen Vertikalverteilung der Klassen kommt. Dies ist besonders interessant vor dem Hintergrund der von GOLDMAN (1988) beschriebenen Zweiteilung der euphotischen Zone in eine obere, nährsalzlimitierte und eine untere, lichtlimitierte, aber durch gelegentliche Nährsalz-Pulse charakterisierte Schicht. Hier erhebt sich die Frage, welche Phytoplankton-Klassen von den sporadischen Intrusionen nährsalzreichen Wassers profitieren können und ob sich diese neue Produktion im abgesunkenen Material abbildet.

## 2 MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Untersuchungsgebiete

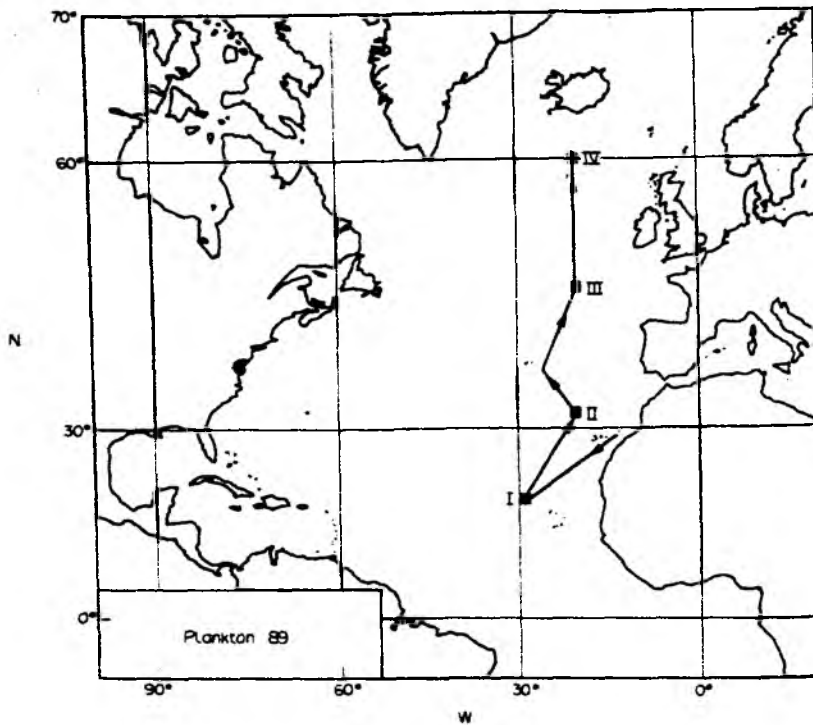


Abb. 1: Karte der Untersuchungsgebiete (Positionen und Daten sind aus Tab. 1 ersichtlich)

Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse stammen aus Driftexperimenten (siehe Kap. 2.2), die während zweier Expeditionen in vier verschiedenen Gebieten des Nordatlantiks durchgeführt wurden (Tab. 1 und Abb.1). Finanziert wurden die Untersuchungen im Rahmen des Projektes "Partikelfluß im Nordatlantik" (Teilprojekt "Bildung und Transport von biogenem Material im Nordatlantik", Ze 119 / 8-3, 8-4).

Die erste Expedition wurde im Spätsommer 1988 bei 47°N / 20°W mit dem Forschungsschiff POSEIDON durchgeführt. Dies war die 149. Reise dieses Schiffes und die 4. Forschungsfahrt im Rahmen des genannten Projektes.

Die zweite Expedition wurde im Frühjahr 1989 in allen vier Gebieten mit METEOR durchgeführt. Äußerer Anlaß dieser 10. Reise von METEOR war das 100jährige Jubiläum der berühmten Planktonexpedition, die Viktor Hensen von Kiel aus mit der NATIONAL durchführte. Sie war eingebunden in die internationale "Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS)" mit dem Projekt "The North Atlantic Bloom Experiment (NABE)" und trug den Namen "Plankton 89 - Benthos 89". Der zweite Fahrabschnitt in den Gebieten bei 47°N und 58°N war gleichzeitig die 5. Ausfahrt in Rahmen des Projektes "Partikelfluß im Nordatlantik".

---

Das am weitesten südlich (18°N) gelegene, tropische Gebiet (Abb. 1, I), befand sich nordwestlich der Kapverdischen Inseln im Übergangsgebiet zwischen dem südwestlich fließenden Kanarenstrom und dem sich westwärts bewegenden Nordäquatorialstrom (PODEWSKI *et al.* 1993).

Weiter nördlich, in den Roßbreiten bei 33°N, nordwestlich der Kanarischen Inseln und ebenfalls im östlichen Bereich des subtropischen Antizyklons, lag das zweite Untersuchungsgebiet (Abb. 1, II). Die dortige Oberflächenströmung wurde durch ein Stromband des südöstlich fließenden Azorenstromes charakterisiert (ZEITZSCHEL *et al.* 1990).

Die beiden nördlicheren Gebiete -das boreale (Abb. 1, III) und das an der subarktischen Front gelegene (Abb. 1, IV)- befanden sich im Einflußbereich des Nordatlantikstromes (POLLARD und PU 1985) und der Westwindtrift. Dieser Teil des Nordatlantiks ist bekannt für seine hochvariablen Wirbelfelder, deren Intensität -unter gleichzeitiger Abnahme der Raum- und Zeitskalen- nach Norden zunimmt (DICKSON 1983, ARHAN und de VERDIERE 1985, KRAUSS *et al.* 1990), und für die ebenfalls hohe Variabilität der Stärke des Windes (WILLEBRAND 1978).

Tab. 1: Datum, Uhrzeit und Position der beprobten Stationen

EXPEDITION	STATION	DATUM	ZEIT	BREITE (°N)	LÄNGE (°W)
<b>POSEIDON 149</b>	794	10. August 1988	08:00	48.06	18.28
<b>METEOR 10/1 DEX I</b>	241	27. März 1989	06:45	18.33	29.64
	287	05. April 1989	05:22	18.66	30.50
<b>METEOR 10/1 DEX II</b>	333	13. April 1989	10:06	33.94	20.87
	361	16. April 1989	10:45	33.90	20.99
	376	19. April 1989	11:29	33.65	21.11
	393	22. April 1989	10:32	33.44	21.27
<b>METEOR10/2 DEX III</b>	437	08. Mai 1989	09:34	46.51	19.06
	440	09. Mai 1989	07:48	46.39	19.04
	445	10. Mai 1989	09:52	46.29	18.93
	450	11. Mai 1989	07:55	46.24	18.82
	455	12. Mai 1989	07:48	46.24	18.61
	460	13. Mai 1989	09:29	46.25	18.40
	465	14. Mai 1989	08:38	46.29	18.25
	470	15. Mai 1989	09:17	46.43	18.11
	475	16. Mai 1989	09:50	46.49	17.98
	480	17. Mai 1989	08:04	46.49	17.86
	485	18. Mai 1989	09:34	46.43	17.77
	490	19. Mai 1989	07:35	46.34	17.79
	495	20. Mai 1989	07:36	46.33	17.81
<b>METEOR 10/2 DEX IV</b>	564 MO	29. Mai 1989	07:01	57.95	21.97
	564 MI	29. Mai 1989	12:36	57.91	22.03
	564 AB	29. Mai 1989	19:53	57.89	22.12
	569 MO	30. Mai 1989	07:26	57.83	22.27
	569 MI	30. Mai 1989	12:24	57.80	22.33
	569 AB	30. Mai 1989	20:04	57.77	22.41
	574 MO	31. Mai 1989	07:18	57.73	22.64
	574 MI	31. Mai 1989	12:23	57.72	22.73
	576 AB	31. Mai 1989	19:53	57.71	22.84
	581	01. Juni 1989	06:56	57.70	22.99
	586	02. Juni 1989	07:20	57.65	23.14
	591	03. Juni 1989	07:17	57.65	23.29
	596	04. Juni 1989	07:29	57.66	23.61
	601 MO	05. Juni 1989	07:00	57.75	23.93
	601 MI	05. Juni 1989	12:20	57.77	24.01
	601 AB	05. Juni 1989	20:15	57.83	24.11
	606	06. Juni 1989	07:46	57.91	24.31
	611 MO	07. Juni 1989	07:18	58.09	24.58
	611 MI	07. Juni 1989	12:26	58.14	24.64
	611 AB	07. Juni 1989	19:51	58.21	24.66
	616	08. Juni 1989	07:46	58.28	24.67

## 2.2 Probennahme

Abkürzungen sind in Tab. 15 im Anhang erklärt.

Eines der Hauptziele der Probennahme war es, die zeitliche Entwicklung der Phytoplankton-Populationen und deren Absinken unter Ausschluß advektiver Prozesse zu untersuchen. Deshalb wurde versucht, die Probennahme in immer demselben Wasserkörper, das heißt, nach dem Lagrange'schen Prinzip, zu gestalten. Als Markierung für den jeweiligen Wasserkörper wurden driftende Sinkstoff-Fallen benutzt (siehe Kap. 2.2.2), die an einer mit je einem ARGOS-Satelliten- und einem Nahortungs-Sender (Preussag) sowie einem Blitzlicht und einem Radar-Reflektor ausgestatteten Drift-Boje befestigt waren. Im Gegensatz dazu erfolgte die Messung des vertikalen Partikel-Flusses mit den Sinkstoff-Fallen der Jahresverankerungen nach dem Euler'schen Ansatz, also unter dem (unvermeidbaren) Einfluß von Advektion.

### 2.2.1 Wassersäulen

Die Beprobung der Wassersäulen für die HPLC-Analyse erfolgte jeweils morgens in unmittelbarer Nähe des sogenannten "Tagesdrifters" (s.u.). Dazu diente eine mit 6 x 30-Liter-NISKIN-Schöpfern bestückte Rosette. An den Mittags- und Abend-Stationen wurde die mit 24 x 10-Liter-NISKIN-Schöpfern versehene CTD-Sonde zur Probennahme benutzt.

Die jeweils 11 Probertiefen wurden anhand der mit dem "FISCH" (Meerestechnik Elektronik, Trappenkamp) aufgenommenen Fluoreszenz-Profile festgelegt:

Innerhalb der Fluoreszenz-Maxima wurden Proben im Abstand von 5 m genommen, darüber alle 10 m und unterhalb der euphotischen Zone (0,1 % Lichttiefe, errechnet aus der SECCHI-Tiefe) im Abstand von 20 m.

An Deck wurde das Wasser aus den Schöpfern durch eine 200 µm-Gaze gesiebt und in 10-Liter-Kanister gefüllt. Je nach Konzentration des Phytoplanktons wurden davon 1 bis 2 Liter durch WHATMAN GF/F-Filter mit einem Durchmesser von 25 mm filtriert. Hierbei wurde ein Unterdruck von 0,2 bar benutzt. Die Filter wurden anschließend bei -20°C bis zur Messung tiefgefroren.

### 2.2.2 Sinkstoff-Fallen

#### Tagesdrifter

Als Tagesdrifter wird im folgenden eine täglich neu eingesetzte Doppel-Falle bezeichnet. Diese trieb jeweils unterhalb der euphotischen Zone und der durchmischten Schicht [bei 18°N in 120 m, bei 33°N in 100 m, bei 47°N im August 1988 in 150 m (nur eine Monofalle) und im Frühjahr 1989 in 80 m, bei 59°N in 100 m Tiefe]. Es handelte sich um zwei aneinander

befestigte "Kieler Sinkstoff-Fallen" der Firma Salzgitter Elektronik. Der Sammelbehälter der einen Falle wurde ohne Fixierungsmittel eingesetzt, der andere mit gepuffertem Formol versetzt (Endkonzentration 2 Vol. %). Dadurch war ein methodischer Vergleich zwischen fixierten und nicht fixierten Sinkstoffen möglich.

Dieser Tagesdrifter wurde jeweils morgens geborgen, mit neuen Sammelbehältern versehen, der Trichter mit filtriertem Seewasser gefüllt und in der Nähe des unten beschriebenen Langzeitdrifters erneut wieder ausgesetzt. Die Aufbereitung der unfixierten Sinkstoffe erfolgte sofort an Bord. Zunächst wurden aus dem Überstand Proben für die Bestimmung von Nährsalzen abgezogen und großes Zooplankton entfernt, der Rest gesplittet und 5-10 ml für HPLC- und andere Analysen auf WHATMAN GF/F-Filter filtriert und bei -20°C tiefgefroren. Die Behälter mit dem fixierten Material wurden bei +5°C im Dunkeln bis zur Aufarbeitung an Land aufbewahrt.

Bei der Expedition POSEIDON 149 im August 1988 fand eine Monofalle gleichen Typs Verwendung, wobei das Sammelglas ebenfalls mit gepuffertem Formalin versetzt wurde.

### **Langzeitdrifter**

Der Langzeitdrifter bestand aus zwei Multifallen. Eine dieser Fallen trieb in der gleichen Tiefe wie der Tagesdrifter, die zweite in 300 m Tiefe. Auch hier diente gepuffertes Formalin als Fixierungsmittel, ebenfalls mit einer Konzentration von 2 Vol %.

Dieser Langzeitdrifter wurde jeweils einen Tag vor dem Tagesdrifter ausgesetzt. Die Elektronik der Fallen wurde so programmiert, daß sich der Drehteller mit den Probengläsern alle 24 Stunden weiterdrehte.

Wie die Behälter mit dem fixierten Material des Tagesdrifters wurden auch diese Proben bis zur beschriebenen Aufarbeitung an Land aufbewahrt.

### **Jahresverankerungen**

Im Rahmen dieser Arbeit wurden auch Proben aus zwei Jahresverankerungen auf ihren Pigment-Gehalt untersucht. Hierbei handelte es sich um eine Verankerung bei 47°N / 20°W (Tab. 2) und eine bei 59°N / 21°W (Tab. 3). Es kamen die gleichen Fallen wie bei den Langzeitdriftern zum Einsatz (s.o.). Die Verarbeitung der Proben erfolgte wie oben beschrieben.

**Tab. 2 :** Expositionszeiten der Sinkstoff-Falle in der Jahresverankerung bei 47° 16,9' N / 19° 40,6' W. (350 m, 26. Mai 1988 bis 29. April 1989)

GLAS NUMMER	ÖFFNUNGSTAG	DAUER (Tage)	GLAS NUMMER	ÖFFNUNGSTAG	DAUER (Tage)
1	26. Mai	15	10	10. Oktober	15
2	10. Juni	15	11	25. Oktober	31
3	25. Juni	15	12	25. November	30
4	10. Juli	15	13	25. Dezember	31
5	25. Juli	16	14	25. Januar	31
6	10. August	15	15	25. Februar	24
7	25. August	16	16	20. März	22
8	10. September	15	17	10. April	20
9	25. September	15	18	-	-

**Tab. 3:** Expositionszeiten der Sinkstoff-Falle in der Jahresverankerung bei 58° 59,2' N / 21° 01,4' W. (500 m, 25. Juni 1989 bis 16. Juni 1990)

GLAS NUMMER	ÖFFNUNGSTAG	DAUER (Tage)	GLAS NUMMER	ÖFFNUNGSTAG	DAUER (Tage)
1	25. Juni	14	10	29. Oktober	28
2	09. Juli	14	11	26. November	28
3	23. Juli	14	12	24. Dezember	28
4	06. August	14	13	21. Januar	28
5	20. August	14	14	18. Februar	28
6	03. September	14	15	18. März	28
7	17. September	14	16	15. April	28
8	01. Oktober	14	17	06. Mai	21
9	15. Oktober	14	18	-	-

### 2.2.3 Licht- und Fluoreszenzmessungen

Für die Messung der vertikalen Lichtverteilung im Wasser stand ein Quantameter der Firma Li-Cor zur Verfügung. (Abb. 2). Aufgrund seiner Kugelform wird auch das von den Seiten und von unten reflektierte und gestreute Licht gemessen, und zwar als Quantenfluß in  $\mu\text{-Einstein m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Am selben Gestell wie das Quantameter waren eine Fluoreszenzsonde der Firma SUAREZ und eine Drucksonde zur Erfassung der Tiefe integriert.

Die Messung erfolgte jeweils zur lokalen Mittagszeit zwischen 0 und 50 m Tiefe. Zur Datenaufnahme diente ein PC mit einem im Rahmen des Projektes "Partikelfluß im Nordatlantik" entwickelten Programm.

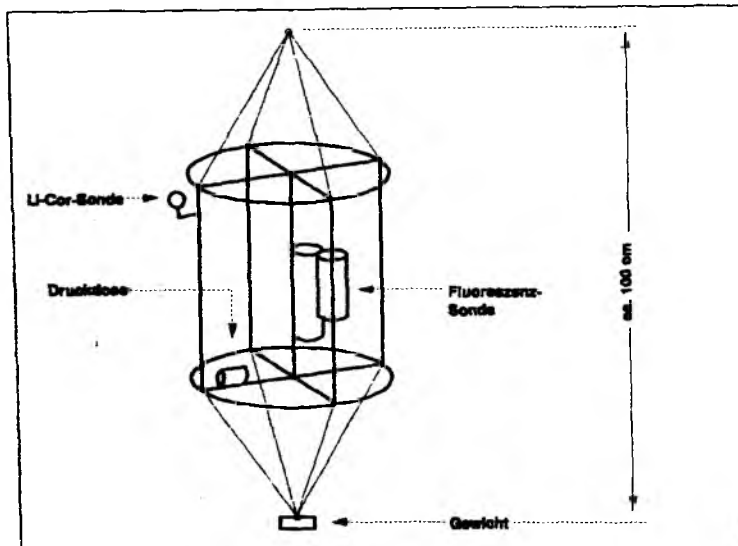


Abb. 2: Anordnung der Meßgeräte zur Erfassung von Licht- und Fluoreszenzprofilen

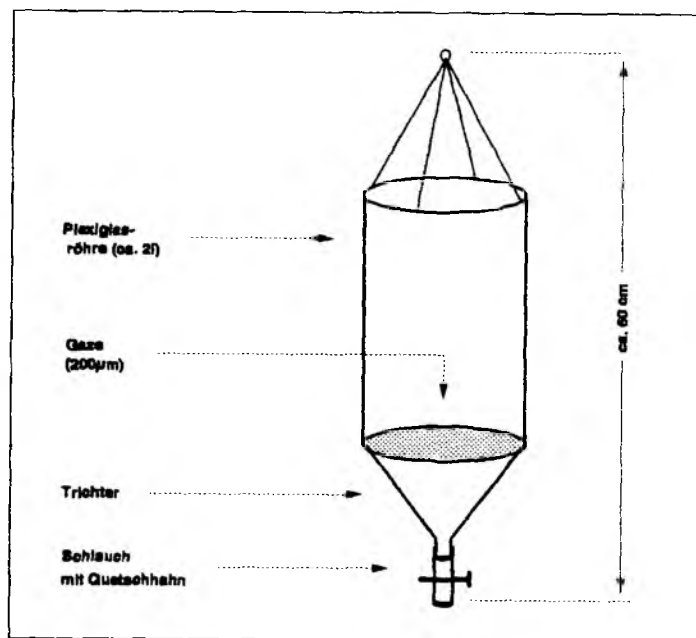
Zur Eichung des Quantameters und der Drucksonde wurden jeweils in 10 und 40 m Tiefe an jeder Station die analogen Werte der Meßgeräte für Licht und Tiefe eingegeben. Daraus errechnete das Programm die entsprechenden Eichgeraden. Der Meßbereich der Fluoreszenzsonde wurde mit filtriertem Seewasser und einer angereicherten Phytoplankton-Feldprobe festgelegt und konnte über den gesamten Arbeitszeitraum beibehalten werden. Die Aufnahme der Profile erfolgte beim Hieven der Sonden.

#### 2.2.4 Zooplankton und Kotballen

Zum Fang der in den Untersuchungsgebieten bei 47°N / 20°W und 58°N / 21°W vorkommenden Zooplankter wurden an jeder Station gegen 22 Uhr UTC ein Vertikalhol von 100 m Tiefe bis zur Oberfläche durchgeführt. Um möglichst unversehrte Tiere zu gewinnen, wurde ein speziell gefertigtes, ca. 5 m langes Ringnetz mit einem 20 Liter fassenden Netzbecher und einer Maschenweite von 500 µm benutzt, das mir dankenswerterweise Frau Dr. H. Kapp (Zoologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) zur Verfügung stellte. Als Hievgeschwindigkeit wurden 0,2 m s<sup>-1</sup> gewählt.



An Bord wurde der Inhalt des Netzbeckers vorsichtig durch ein Sieb mit 1 mm Maschenweite gegossen, die Fraktion  $>1$  mm mit Formalin fixiert und die Fraktion von 500-1000  $\mu\text{m}$  auf einem Sieb von 300  $\mu\text{m}$  mit filtriertem Seewasser gespült, um anhaftendes Phytoplankton zu entfernen. Diese Fraktion wurde zu 4 gleichen Teilen in speziell zum Sammeln von Kotballen konstruierten Behältern inkubiert (Abb. 3), die mir dankenswerterweise von Frau Dr. Maren Voss überlassen worden waren.

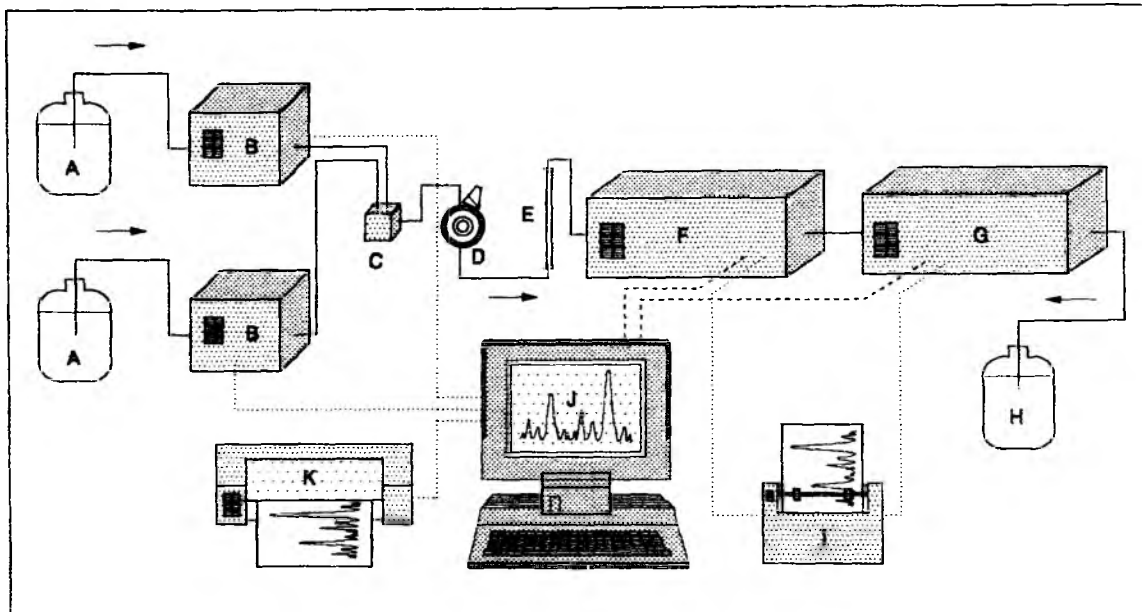


**Abb. 3:** Behälter zum Sammeln von Kotballen

Diese Behälter waren mit filtriertem Seewasser gefüllt, das zuvor durch starkes Rühren mit Sauerstoff angereichert wurde. Die Behälter befanden sich in einem temperaturkonstanten, lichtlosen Raum bei in-situ Temperatur (12°C bei 47°N und 9°C bei 58°N). Nach 24 Stunden wurde die eine Hälfte der Kotballen für die Pigmentanalyse durch WHATMAN GF/F Filter filtriert und sofort tiefgefroren, die andere Hälfte mit Formalin konserviert. Das "leere" Zooplankton wurde ebenfalls konserviert.

## 2.3 HPLC (High Performance Liquid Chromatography)

### 2.3.1 Funktionsweise



**Abb. 4:** Aufbau der verwendeten HPLC-Anlagen. A: Laufmittel, B: Pumpe, C: Mischkammer, D: Injektions-Ventil, E: Trennsäule, F: Photometer, G: Fluorometer, H: gebrauchte Laufmittel, I: Analog-Schreiber, J: Computer zur Pumpensteuerung und Datenaufnahme, K: Plotter zum Ausdruck der Chromatogramme.

Wie bei allen chromatographischen Trennverfahren (z.B. Dünnschicht-, Gas- und herkömmliche Niederdruck-Säulenchromatographie) beruht der Mechanismus der Trennung bei der HPLC-Methode auf der Wechselwirkung zwischen zu trennendem Stoffgemisch mit stationärer und mobiler Phase. Bei der hier verwendeten "reversed phase"-HPLC besteht die stationäre Phase aus sehr kleinen ( $5\ \mu\text{m}$ ), hochporösen und kugelförmigen Kieselgel-Teilchen, an deren freien Hydroxyl-Gruppen Octadecyltrichlor-Silan gebunden ist, sodaß die gesamte stationäre Phase unpolar wird. Die polare mobile Phase ("Laufmittel", s.u.) wird mit hohem Druck ( $\leq 400\ \text{psi}$ ) durch eine mit der stationären Phase gefüllte Edelstahlkartusche gepumpt. Dabei wird ein Gradient von einem stark polaren zu einem schwächer polaren Lösungsmittel benutzt. Schwache, hydrophobe Wechselwirkungen (Van der Waals-Kräfte) lassen nun ein Pigment umso länger an der stationären Phase verweilen, je unpolarer es ist. Die Folge ist eine Trennung des Pigmentgemisches nach Polaritäten. Die einzelnen, nacheinander eluierenden Farbstoffe und deren Abbauprodukte können dann mit verschiedenen Detektoren, in der vorliegenden Arbeit photo- und fluorometrisch, quantitativ bestimmt werden. Die Nachweisgrenze für die fluoreszierenden Chlorine und deren Abbauprodukte liegt zwischen  $0,01\ \text{ng}$  bei Chlorophyll *a* und  $0,2\ \text{ng}$  bei Phaeophytin *a* (MANTOURA und LLEWELLYN 1983). Für die nur

photometrisch nachweisbaren Carotinoide liegt diese Grenze, abhängig von ihren Absorptions-Eigenschaften, zwischen 2 und 6 ng. Aus Abb. 4 ist der allgemeine Aufbau der unten beschriebenen, für die Analysen verwendeten HPLC-Anlagen ersichtlich.

### 2.3.2 Bord-Anlage

Die an Bord von METEOR benutzte Anlage bestand aus:

- Einer programmierbaren PERKIN-ELMER Gradientenpumpe ("SERIES 400") mit einem Einspritzventil "RHEODYNE 7125"
- Einem Spektralphotometer "Spectroflow 757" von APPLIED - BIOSYSTEMS
- Einem Fluorometer "LS-1" von PERKIN-ELMER
- Einem 2-Kanal-Analogschreiber
- Zwei Integratoren (PERKIN-ELMER) zur digitalen Datenregistrierung

Die Absorption der Pigmente wurde bei 436 nm gemessen, die Anregungswellenlänge für die Fluoreszenz betrug 440 nm, die Emission wurde oberhalb von 550 nm registriert.

Als Trennsäule diente eine mit Silikatpartikeln gefüllte Kartusche (NUCLEOSIL, von MACHEREY UND NAGEL) mit einer Länge von 250 mm und einem Durchmesser von 4,5 mm. Zur Schonung der Hauptsäule fand außerdem eine Vorsäule Verwendung, die das gleiche Füllmaterial besaß, aber nur 30 mm lang war. Die Säulen-Temperatur wurde in einem Wasserbad auf konstant 50°C gehalten, was wegen der hiermit verbundenen Herabsetzung der Viskosität der Laufmittel eine Durchflußrate von 3 ml min<sup>-1</sup> und damit einen höheren Probandendurchsatz erlaubte.

Als Laufmittel A diente eine Mischung von 80% METHANOL, 10% ION-PAIRING-LÖSUNG (1,5 g TETRABUTYL-AMMONIUMACETAT + 7,7 g AMMONIUMACETAT + 100 ml WASSER) und 10% WASSER, als Laufmittel B eine solche aus 60% METHANOL und 40% ACETON.

Alle organischen Lösungsmittel waren HPLC-rein (BAKER). Das Wasser und die ION-PAIRING-LÖSUNG wurden vor der Verwendung filtriert (Teflonfilter mit einer Porenweite von 0,45 µm) und die fertigen Laufmittel mit HELIUM begast, um Luftblasenbildung in der Anlage zu vermeiden.

Dies entspricht in leicht veränderter Form der Methode von MANTOURA und LLEWELLYN (1983).

Der Gradient wurde wie folgt programmiert:

100% Laufmittel A nach 100% Laufmittel B :	7 min
Verbleiben bei 100% Laufmittel B :	4 min
100% Laufmittel B nach 100% Laufmittel A :	3 min

### 2.3.3 Labor-Anlage

Der überwiegende Teil der Proben wurde im Institut für Meereskunde in Kiel mit einer Apparatur folgenden Aufbaus gemessen:

- Zwei computergesteuerte Pumpen "T414" von KONTRON mit Pulsdämpfer, Mischkammer und Einspritzventil "RHEODYNE 7125"
- Spektralphotometer "UVIKON 722 LC" (KONTRON)
- Spektralfluorometer "RF 540" (SHIMADZU)
- Computer "ANACOMP 200" (KONTRON), mit einem Programm sowohl zur Pumpensteuerung als auch zur Daten-Aufnahme und -Integration
- Zwischen Computer und Detektoren wurde ein Signalverstärker eingebaut
- Ferner wurde ein Plotter (KONTRON) zum Ausdruck der digital registrierten Chromatogramme, ein 2-Kanal-Analogschreiber (LINSEIS) zur Darstellung der analogen Signale und ein X-Y-Schreiber (HEWLETT-PACKARD) zur Aufnahme von Absorptionsspektren der Pigmente benutzt.

Die Absorption wurde bei 440 nm gemessen, die Fluoreszenz mit 440 nm angeregt und die Emission oberhalb von 580 nm registriert.

Trennsäule, Vorsäule, Säulentemperatur und Laufmittel waren die gleichen wie bei der Bord-Anlage (s.o.), die Pumprate betrug jedoch nur  $2,5 \text{ ml min}^{-1}$ , sodaß der Gradient wie folgt eingestellt wurde:

100% Laufmittel A nach 100% Laufmittel B :	8,4 min
Verbleiben bei 100% Laufmittel B :	4,6 min
100% Laufmittel B nach 100% Laufmittel A :	4,0 min

Die Entgasung der Laufmittel vor dem Einsatz erfolgte hier 3 Minuten lang im Ultraschallbad und unter Vakuum.

### 2.3.4 Eichungen

Die Retentionszeiten der einzelnen Pigmente wurden zunächst mit Monokulturen der verschiedenen Hauptklassen des marinen Phytoplanktons ermittelt, die mir dankenswerterweise Dr. Elbrächter und Mitarbeiter von der Litoralstation in List auf Sylt und Dr. Jochem vom Institut für Meereskunde Kiel zur Verfügung stellten. Die einzelnen Arten waren:

- *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae)
- *Cachonina niei* (Dinophyceae)
- *Nannochloris* sp. (Chlorophyceae)
- *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae)
- *Rhodomonas* sp. (Cryptophyceae)
- *Synechococcus* sp. (Cyanophyceae)

Später konnte die Anlage mit reinen Pigmentstandards auch quantitativ geeicht werden. Dies war innerhalb des internationalen Interkalibrierungs-Experiments im Rahmen des JGOFS-Projektes möglich, wobei die einzelnen Standards (Tab. 4) von Dr. R. Bidigare, Texas A & M University, USA, zur Verfügung gestellt wurden. Im einzelnen erfolgte die Eichung wie folgt:

Zunächst wurde von jedem der in drei Parallelen vorhandenen Standards ein Absorptionsspektrum gegen das jeweilige Lösungsmittel (Tab. 4) aufgenommen, um mit Hilfe der spezifischen Extinktions-Koeffizienten die genaue Konzentration zu ermitteln. Die Berechnung erfolgte nach der Gleichung

$$\text{Pigmentkonzentration (mg l}^{-1}\text{)} = \frac{(\alpha_{\lambda_{\max}} - \alpha_{750})}{E} \cdot 1000$$

wobei  $\alpha_{\lambda_{\max}}$  die Maximal-Absorption,  $\alpha_{750}$  diejenige bei 750 nm und  $E$  der spezifische Extinktions-Koeffizient bei  $\lambda_{\max}$  sind.

Sodann wurden jeweils 750  $\mu$ l Standard mit 250  $\mu$ l ION-PAIRING-LÖSUNG gemischt und zwischen 10 und 100  $\mu$ l dieser Mischung in die HPLC-Anlage eingespritzt; dabei wurden von der 1. Parallele drei, von den Parallelen 2 und 3 nur jeweils eine Einspritzung vorgenommen. Die Eichfaktoren wurden nach der Gleichung

$$\text{Eichfaktor (}\mu\text{g} \cdot \text{mV}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}\text{)} = \frac{\mu\text{g}_{\text{inj}}}{\text{Peakfläche}}$$

berechnet. Dabei bedeutet  $\mu\text{g}_{\text{inj}}$  die jeweils injizierte Pigmentmenge. Der jeweils resultierende Mittelwert wurde als endgültiger Eichfaktor verwendet.

Eine weitere Injektion diente der Aufnahme eines für diesen Punkt des Gradienten spezifischen Absorptionsspektrums mit der "STOP-FLOW"-Technik (Tab. 4). Dabei wird der Fluß der Laufmittel gestoppt, sobald sich das gewünschte Pigment in der Durchflußküvette des Photometers befindet, und das Spektrum registriert. Damit stand, außer der Retentionszeit, eine weitere Identifizierungsmöglichkeit der in den Feldproben vorkommenden Farbstoffe zur Verfügung.

Tab. 4: Absorptionsmaxima und spezifische Extinktions-Koeffizienten der Pigmente

PIGMENT	IM ELUENT	IN REINEM LÖSUNGSMITTEL	LÖSUNGSMITTEL	spez. Extinktions- koeffizient
Chlorophyll <i>c</i> 1	445, 579, 628	446, 582, 630	Aceton 99% + 1% Pyridin	38,2
Peridinin	472	471	Aceton 100%	134,0
19-Butanoyl-oxy- Fucoxanthin	444, 466	446, 471	Äthanol 100%	160,0
Fucoxanthin	445	446	Aceton 100%	150,7
19-Hexanoyl-oxy- Fucoxanthin	443, 465	445, 471	Äthanol 100%	160,0
Prasinoxanthin	450	458	Äthanol 100%	160,0
Diadinoxanthin	447, 476	448, 476	Äthanol 100%	262,0
Alloxanthin	449, 479	453, 482	Äthanol 100%	262,0
Lutein	443, 471	444, 474	Äthanol 100%	255,0
Zeaxanthin	449, 476	452, 479	Äthanol 100%	254,0
Chlorophyll <i>b</i>	462, 595, 646	458, 591, 645	Aceton 90%	51,36
Chlorophyll <i>a</i>	411, 428, 660	411, 431, 662	Aceton 100%	88,15

Phaeophytin *a* und *-b* wurden durch Ansäuern der Chlorophyll *a* bzw. *-b*-Standards mit einem Tropfen 0,1 n HCl und späterer Neutralisierung mit 0,1 n NaOH gewonnen.

Zur Ermittlung des Eichfaktors von Chlorophyllid *a* wurde nach BAZZAZ und REBEIZ (1979) angenommen, daß dessen Fluoreszenz-Verhalten dem von Chlorophyll *a* gleicht; dieser Faktor wurde mit dem Phytolverlust korrigiert.

Für Chlorophyll *c*3 wurde derselbe Eichfaktor wie für Chlorophyll *c*1 angenommen, da hierfür kein Standard verfügbar war.

Für die Eichung der Phaeophorbide *a* wurde ein Extrakt aus Kotballen von Copepoden eingespritzt und die Absorption bei 666 nm gemessen. Als spezifischer Extinktionskoeffizient diente, nach LORENZEN und DOWNS (1986), der Wert für eine Lösung in 90% ACETON (69,8).

Die Eichung der Bordanlage erfolgte durch den Vergleich von auf METEOR gemessenen Wassersäulenproben mit entsprechenden Parallelproben, die in die geeichte Laboranlage injiziert wurden.

### **2.3.5 Extraktion und Probenvorbehandlung**

Die Probenfilter wurden in Plastikröhrchen mit 3 ml 90%-igem ACETON und einer Mischung aus Glasperlen mit 2 und 4 mm Durchmesser in der Zelmühle 5 Minuten lang einzeln homogenisiert (gekühlt) und anschließend 10 Minuten lang bei 4000 U min<sup>-1</sup> gekühlt zentrifugiert (DERENBACH 1969). Der Überstand wurde mit einer Spritze aufgenommen und zur Entfernung von Rückständen durch ein Teflon-Aufsatzfilter in ein Eppendorff-Hütchen gespritzt. Von diesem Extrakt wurden 750 µl entnommen und mit 250 µl ION-PAIRING-LÖSUNG vermischt. Davon wurden je nach Konzentration 10 - 300 µl in die HPLC-Anlage injiziert. Erst danach wurde die nächste Probe extrahiert, da sich nach längerem Stehen des Extrakts Chlorophyllide aus Chlorophyll bilden können. Besonders Diatomeen besitzen das hierzu nötige Enzym Chlorophyllase (BARRETT und JEFFREY 1971, JEFFREY und HALLEGRAEFF 1987a).

Sämtliche Arbeiten wurden in gedämpftem Licht durchgeführt, um eine Photooxydation der Farbstoffe zu vermeiden.

### **2.3.6 Reproduzierbarkeit**

Zur Ermittlung der Reproduzierbarkeit des gesamten Komplexes der Probennahme, -extraktion, -vorbehandlung und -injektion wurde an der zum Institut gehörenden Pier eine Wasserprobe genommen und durch eine 200 µm-Gaze gesiebt. Hiervon wurden im Labor 10 Parallelproben von jeweils 1/2 Liter auf WHATMAN GF/F-Filter filtriert und bei -20°C tiefgefroren. Am nächsten Tag wurden die Proben wie oben beschrieben extrahiert und chromatographiert. Die Reproduzierbarkeit lag bei ± 4%.

Die Proben der Konservierungsexperimente (s.u.) wurden mit Ultraschall homogenisiert. Die nach dem gleichen Verfahren ermittelte Reproduzierbarkeit lag bei ± 7%.

Vergleiche der Effizienz der Extraktion für Zelmühle und Ultraschall ergaben eine höhere Ausbeute für die Zelmühle von 11%.

## **2.4 Experimente zur Effizienz verschiedener Konservierungsmittel in Sinkstoff-Fallen**

Zur Einschätzung der Meßergebnisse von Sinkstoff-Fallenproben, die mit einem Konservierungsmittel bzw. Gift fixiert wurden (insbesondere Fallenmaterial aus Jahresverankerungen), ist es notwendig zu wissen, wie sich dieses Material unter dem Einfluß dieser Mittel im Laufe der Zeit verändert bzw. eventuell doch abgebaut wird.

Deshalb wurden folgende Experimente durchgeführt:

### **Experiment I**

Als Konservierungsmittel wurden die in der bisherigen Praxis in Sinkstoff-Fallen verwendeten Substanzen mit den entsprechenden Konzentrationen gewählt (z.B. KNAUER *et al.* 1984, GOWING und SILVER 1985, siehe Tab. 5), als zu konservierende Materialien folgende (siehe auch Tab. 6):

- Eine Kultur von *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae)
- Eine Kultur von *Prorocentrum micans* (Dinophyceae)
- Eine Wassersäulenprobe aus der Nordsee (dominiert von Dinophyceae)
- Material aus einer Sinkstoff-Falle (Nordsee)

Jeweils 300 ml einer jeden Probe wurden in Erlenmeyerkolben (500 ml) gegeben und mit den Konservierungsmitteln versetzt (Endkonzentrationen siehe Tab. 5). Unmittelbar davor und danach wurde je eine Unterprobe (zwischen 10 und 50 ml) genommen und bei einem leichten Unterdruck von 0,2 bar auf WHATMAN GF/F Filter filtriert und sofort bei -20°C tiefgefroren. Unterproben wurden ebenfalls nach 4 Wochen entnommen, und zwar für Pigmentmessungen (HPLC) und Messungen des partikulären Stick- sowie Kohlenstoffs (Gas-Chromatographie). Dabei wurde das Material in den Kolben durch Magnetrührer in Suspension gehalten und die Probe mit einer Pipette entnommen. Zwischen der Probennahme wurden die Kolben in einem temperaturkonstanten Raum im Dunkeln bei +10°C aufbewahrt. Die Bakterienaktivität wurde nach 6 Wochen nach der Methode von WRIGHT und HOBBIE (1966) mit den Abwandlungen nach GÖCKE (1975) gemessen.

### **Experiment II**

Für diesen zweiten Versuch wurden verwendet (siehe auch Tab. 6):

- Eine Kultur von *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae)
- Material aus einer in der Kieler Förde eingesetzten Sinkstoff-Falle

Die Konservierungsmittel waren die gleichen wie in Experiment 1. Allerdings kam jeweils eine zusätzliche Konzentration hinzu (Tab. 5), um auch diejenigen zu testen, die andere Arbeitsgruppen am Institut für Meereskunde verwenden. Probennahme und die Aufbewahrung der Erlenmeyerkolben erfolgte wie im ersten Experiment, mit dem Unterschied, daß statt nach 4 schon nach 3 Wochen die Endproben genommen wurden.

Außer der Messung von Pigmenten und partikulärem Stick- und Kohlenstoff wurde in den Proben (wiederum nach 6 Wochen) die Aktivität der Bakterien gemessen.

Die Analyse der Pigmente erfolgte wie oben beschrieben.



Die Probenfilter wurden unter ständiger Kühlung 6 Minuten lang mit Ultraschall in 4 ml 90%-igem Aceton extrahiert.

Zur Abschätzung der Vertrauenswürdigkeit der Unterprobennahme wurden aus den verschiedenen Ansätzen insgesamt 42 Parallelproben entnommen. Die durchschnittliche Variabilität lag bei  $\pm 7,1\%$ .

**Tab. 5:** Konzentrationen und in den Zeichnungen verwendete Abkürzungen der getesteten Konservierungsmittel. (In Experiment I wurde nur die 1. Konzentration verwendet, in Experiment II beide)

KONSERVIERUNGSMITTEL	ABKÜRZUNG	1. KONZENTRATION	2. KONZENTRATION
KONTROLLE	C	-	-
CHLOROFORM	CH	gesättigt	gesättigt
QUECKSILBERCHLORID	HG	0,25 mMol (0,01 %)	4,4 $\mu$ Mol (0,0002 %)
NATRIUMAZID	AZ	25 mMol (0,16 %)	150 mMol (1,0 %)
FORMALDEHYD	FO	120 mMol (0,36 %)	1,67 Mol (5,0 %)
GLUTARALDEHYD	GL	20 mMol (2,0 %)	5 mMol (0,5 %)

**Tab. 6:** Übersicht über die Probentypen aus beiden Experimenten und die jeweiligen Pigmentmessungen mit ihren Ausgangskonzentrationen in  $\mu\text{g l}^{-1}$ , sowie die Ausgangskonzentrationen von POC und PON in  $\text{mg l}^{-1}$

PROBEN-TYP	CHLORO-PHYLL $\alpha$	PHAEOPHOR-BIDE $\alpha$	CHLORO-PHYLL $c/2$	PERIDI-NIN	FUCO-XANTHIN	POC	PON
EXPERIMENT I							
WASSER-PROBE	100					13,1	1,8
PROROCENT-KULTUR				38		21,3	2,6
PHAEODAKTYL-KULTUR	930				571	56,3	5,4
SINKSTOFF-FALLE	85	78		17		24,0	2,6
EXPERIMENT II							
PHAEODAKTYL-KULTUR	76				44	24,7	3,4
SINKSTOFF-FALLE	211	153	20		156	60,4	7,5

### 2.4.1 Ergebnisse der Konservierungs-Experimente

#### Chloroform

Dieses Gift erwies sich mit einer durchschnittlichen Unterdrückung der Bakterienaktivität von  $> 80\%$  als relativ gutes Biozid. In den Kulturen und Sinkstoffen erreichte es sogar eine Effizienz von  $> 90\%$  (Abb. 6).

Generell zeigte die Konservierung von POC und PON nur für die Fallenproben akzeptable Ergebnisse, während die Effizienz in den Kulturen und in der Wasserprobe ungenügend war (Abb. 7 und 8).

Nach den vorliegenden Ergebnissen war Chloroform besonders für die Konservierung von Pigmenten völlig ungeeignet (Abb. 9-11); es erreichte einen durchschnittlichen Wirkungsgrad von < 40% (Abb. 11b), was teilweise weniger war als der Erhalt der Pigmente in den unvergifteten Kontrollen. An der Färbung der sich am Boden absetzenden Chloroformtropfen war, wie zu erwarten, erkennbar, daß Pigmente aus der Probenmatrix herausgelöst worden waren.

Sterische Veränderungen konnten bei Chlorophyll *a* und Phaeophorbiden beobachtet werden (Abb. 11c, 11d). Außerdem entstand in den Kulturen von *Phaeodactylum* ein nicht fluoreszierendes Umwandlungsprodukt eines der Carotinoide, das nach Diadinoxanthin eluierte und nicht identifiziert werden konnte. Interessanterweise wurde Chlorophyll *a* zum Teil in Chlorophyllide umgewandelt, was in den unvergifteten Kontrollen nicht beobachtet wurde.

#### Quecksilberchlorid

Als Bakteriozid und bei der Konservierung von POC und PON zeigte Quecksilberchlorid nur in der höheren Konzentration (HG1) eine Effizienz von > 80% (Abb. 6, 7 und 8). Die niedrige Konzentration (HG2) hatte nur geringen Einfluß auf die Bakterienaktivität und den Erhalt von POC und PON. Wieder nur in den Fallenproben konnten beide Konzentrationen mehr als 90% von POC und PON konservieren (Abb. 7a, b).

Pigmente wurden durchschnittlich zu 70% erhalten (Abb. 11b), wobei die höhere Konzentration mit einer Effizienz von > 80% für Fallenmaterial besser geeignet war (Abb. 9-11).

Auch bei diesem Gift gab es stereochemische Veränderungen von Chlorophyll und Phaeophorbiden (Abb. 11c, d).

#### Natriumazid

Bei der Eliminierung der Bakterienaktivität entwickelte die höhere Konzentration (AZ2) insgesamt einen Wirkungsgrad von > 80% (Abb. 6), die kleinere (AZ1) dagegen zeigte gar keine Effizienz. POC wurde im Mittel aller Proben zu 70% konserviert (Abb. 8c), in den Fallen dagegen zu etwa 90% (Abb. 7a).

Für die Messung von PON ist dieses Gift nicht geeignet, da es selbst Stickstoff enthält (Formel:  $\text{NaN}_3$ ). Besonders bei der höheren Konzentration machte sich dies durch eine starke Überschätzung von PON gegenüber der Kontrolle bemerkbar (Abb. 7b, d, 8d).

Pigmente wurden im Mittel aller Proben zu mehr als 70% konserviert (Abb. 11b), in den Sinkstoffen speziell lag die Effizienz höher als 80% (Abb. 9b, d und 10b, d, 11a).

Eine chemische Veränderung von Chlorophyll und Phaeophorbiden war nicht auszuschließen, blieb aber für Chlorophyll *a* relativ gering (Abb. 11c, d).

### Formaldehyd

In beiden Konzentrationen erwies sich Formalin mit einem mittleren Wirkungsgrad von > 80% als gutes Bakteriozid (Abb. 6).

Die POC-Messungen wurden durch den Kohlenstoffgehalt dieses Konservierungsmittels (Formel: HCHO) möglicherweise verfälscht. Da aber trotzdem allgemein auch an mit Formalin fixierten Proben POC gemessen wird, sollen hier die Ergebnisse vorgestellt werden. Im Mittel aller Proben typen lag die Effizienz beider Konzentrationen zwischen 80% und 90%, für die Fallen-Proben sogar höher (Abb. 7a, 8c). Bei PON zeigte die niedrigere Konzentration (FO1) mit einer Effizienz von > 90% bessere Ergebnisse als die höhere mit > 80% (Abb. 8d).

Die mittleren Raten für die Erhaltung von Pigmenten lagen bei beiden Konzentrationen zwischen 60 und 80% (Abb. 11b). Zur Konservierung dieser Substanzen in den Sinkstoff-Fallen war die niedrige Konzentration mit einem Wirkungsgrad von durchschnittlich > 80% besser geeignet als die höhere mit > 60 bis < 80% (Abb. 9-11).

Die sterische Veränderung (z.B. Allomerisierung) von Chlorophyll *a* war bei Formalin am stärksten von allen Konservierungsmitteln, aber auch die Phaeophorbide schienen abgewandelt worden zu sein (Abb. 11c, d). Ähnlich wie bei Chloroform entstand auch hier in den Kulturen von *Phaeodactylum* ein nicht identifizierbares Umwandlungsprodukt eines der Carotinoide (Abb. 5, Peak s).

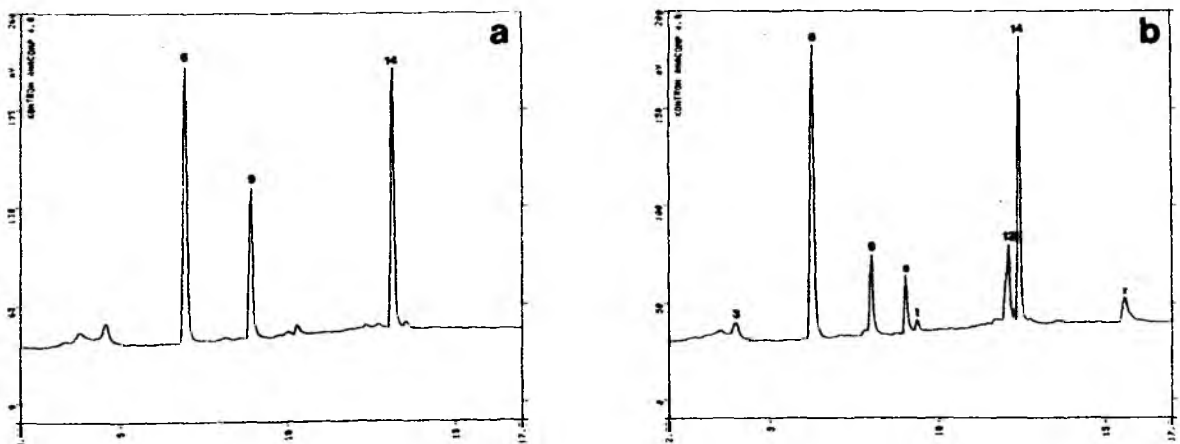


Abb. 5: Vergleich der Chromatogramme der *Phaeodactylum*-Kultur (Absorption). a: vor, b: nach Zugabe von Formalin. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

### Glutaraldehyd

Dieses Konservierungsmittel unterdrückte mit beiden Konzentrationen bei einer Effizienz von ca. 90% erfolgreich die Bakterienaktivität in allen untersuchten Probenotypen (Abb. 6).

Für die Messung von POC ist es allerdings ungeeignet (Formel:  $C_5H_8O_2$ ). Auch hier waren die gemessenen Konzentrationen teilweise höher als in den unvergifteten Kontrollen (Abb. 7a, c, 8c). Gute bis sehr gute Ergebnisse zeigte Glutaraldehyd bei der Konservierung von PON (Abb. 7b, d, 8b), in den Fallenproben unterschieden sich die Effizienzen beider Konzentrationen (bei 100%) nicht.

Pigmente wurden von der höheren Konzentration (GL1) mit einem mittleren Wirkungsgrad von > 80%, von der niedrigen zwischen 70 und 80% konserviert. In den Sinkstoffen erreichte die höhere Konzentration sogar > 90% Pigmentkonservierung. Allerdings zeigten sich auch hier - wenn auch weniger als bei Formalin - chemische Veränderungen von Chlorophyll *a* und Phaeophorbiden (Abb. 11c, d).

### Zusammenfassung

Zur besseren Übersicht sind die Ergebnisse in Tab. 7 noch einmal zusammengefaßt.

Zur Unterdrückung der Bakterienaktivität (gemessen 6 Wochen nach Versuchsbeginn) eigneten sich alle der verwendeten Mittel (Tab. 7 und Abb. 6). Nur die jeweils geringeren Konzentrationen von Quecksilberchlorid (HG2) und Natriumazid (AZ1) zeigten keine befriedigende Wirkung. Die besten Ergebnisse lieferte Glutaraldehyd, gefolgt von Formalin und Chloroform.

Da die Messung von POC durch Glutaraldehyd verfälscht wird, zeigte Formalin in beiden Konzentrationen und Quecksilberchlorid in seiner höheren Konzentration die größte Effizienz (Tab. 7).

Bei der Konservierung von PON scheidet Natriumazid aus. Vom Rest der Gifte hatten Formalin in der niedrigen und Glutaraldehyd in der hohen Konzentration (FO1, GL1) die größte konservierende Wirkung (Tab. 7).

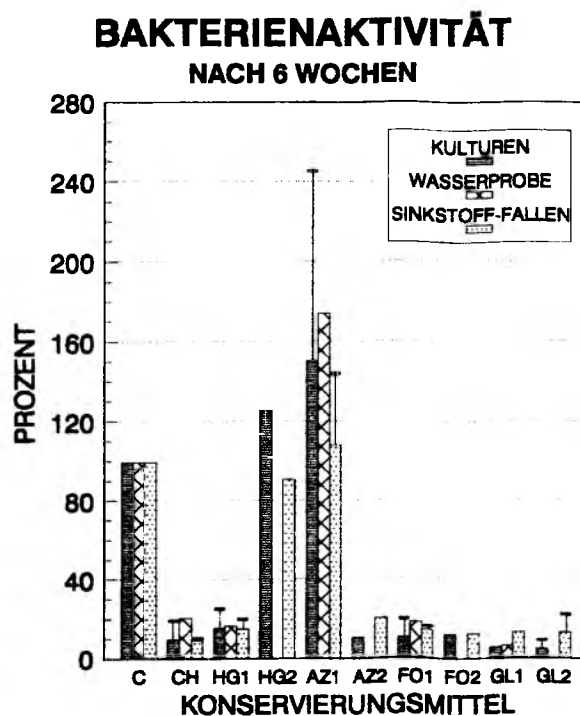
Chlorophyll *a* wurde von Natriumazid und Glutaraldehyd am Besten konserviert, Phaeophorbide dagegen von allen Konservierungsmitteln gut erhalten. Eine Entstehung von Chlorophyll-Abbauprodukten konnte nur bei Chloroform nachgewiesen werden. Hier wurde eine Umwandlung von Chlorophyll in Chlorophyllide nicht unterdrückt. In den unvergifteten Kontrollen der Kulturen von *Phaeodactylum* entstanden dagegen Phaeophytine.

Bei Fucoxanthin zeigte Glutaraldehyd die höchste Effizienz, bei Peridinin außerdem auch Formalin und Quecksilberchlorid. Chlorophyll *c1+2* wurde von Glutaraldehyd und Natriumazid am effizientesten konserviert.

Nach den vorliegenden Ergebnissen sind Glutaraldehyd und Natriumazid für die Pigmentkonservierung am geeignetsten, wobei das letztere vorzuziehen ist, da es nur geringe sterische Veränderungen der Pigmente zeigte. Formalin, das auch während der in der vorliegenden Arbeit besprochenen Expeditionen benutzt wurde, zeigte zusammen mit Quecksilberchlorid Effizienzen, die zwischen 10 und 20% niedriger lagen als diejenigen von Glutaraldehyd und Natriumazid (Abb. 11b).

Insgesamt bauten sich POC, PON und Pigmente in den Kulturen und in der Wasserprobe, also in dem Material mit überwiegend intakten Zellen von Phytoplankton, schneller ab als in den Sinkstoffen.

Es gibt also kein Konservierungsmittel, das für alle getesteten Parameter gleichermaßen empfehlenswert wäre. Deshalb muß vor einer Expedition geklärt werden, auf welche Messungen sich die Analysen der Sinkstoffe hauptsächlich stützen sollen. Diese Vorplanung bestimmt dann das zu verwendende Konservierungsmittel.



**Abb. 6:** Bakterienaktivität 6 Wochen nach Zugabe der Konservierungsmittel im Vergleich zu den unbehandelten Kontrollen (Mittelwerte + Standardabweichung).

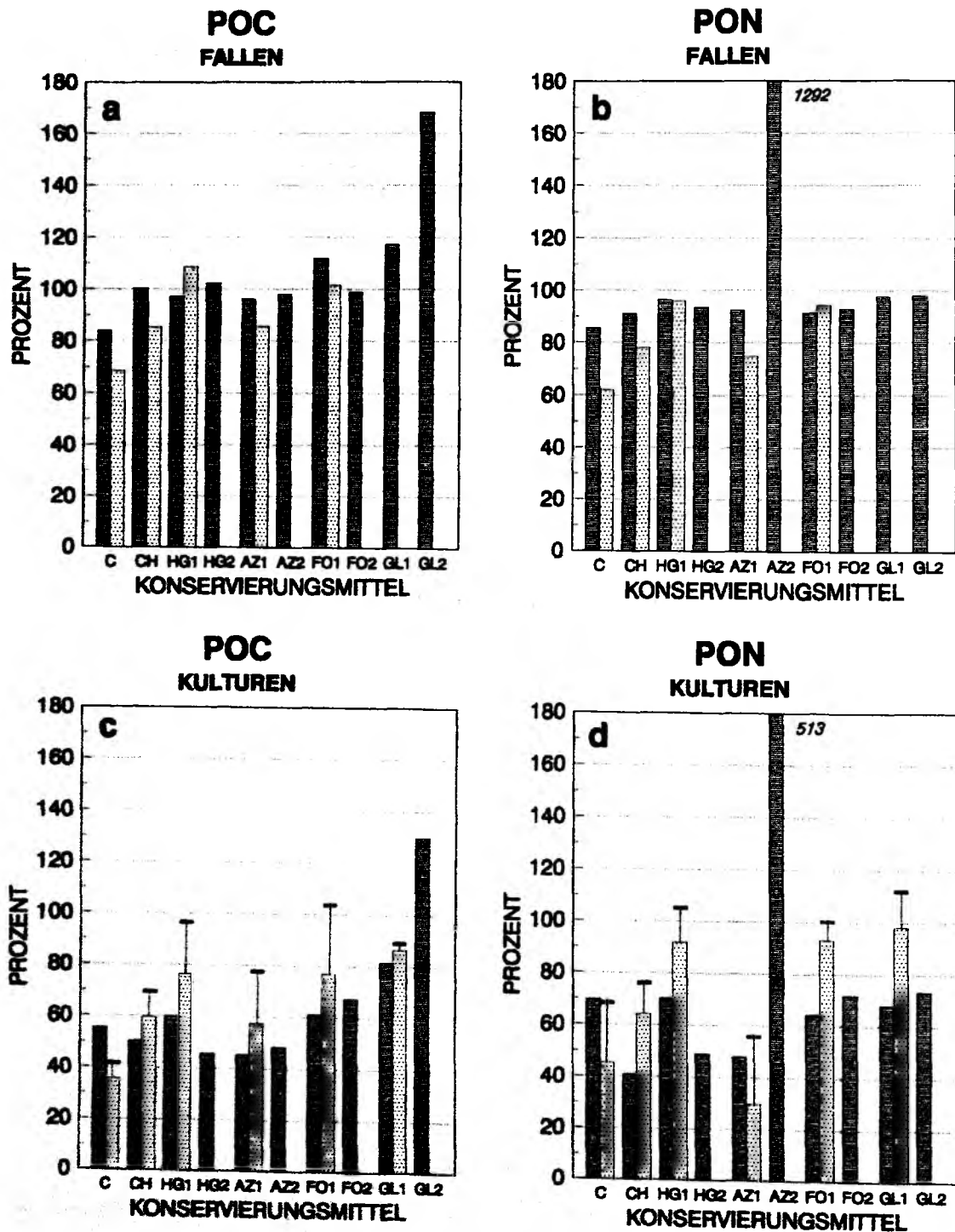


Abb. 7: Erhalt von a: POC in Fallen, b: PON in Fallen, c: POC in Kulturen, d: PON in Kulturen (Mittelwerte + Standardabweichung). Helle Balken: erstes Experiment (4 Wochen), dunkle Balken: zweites Experiment (3 Wochen)

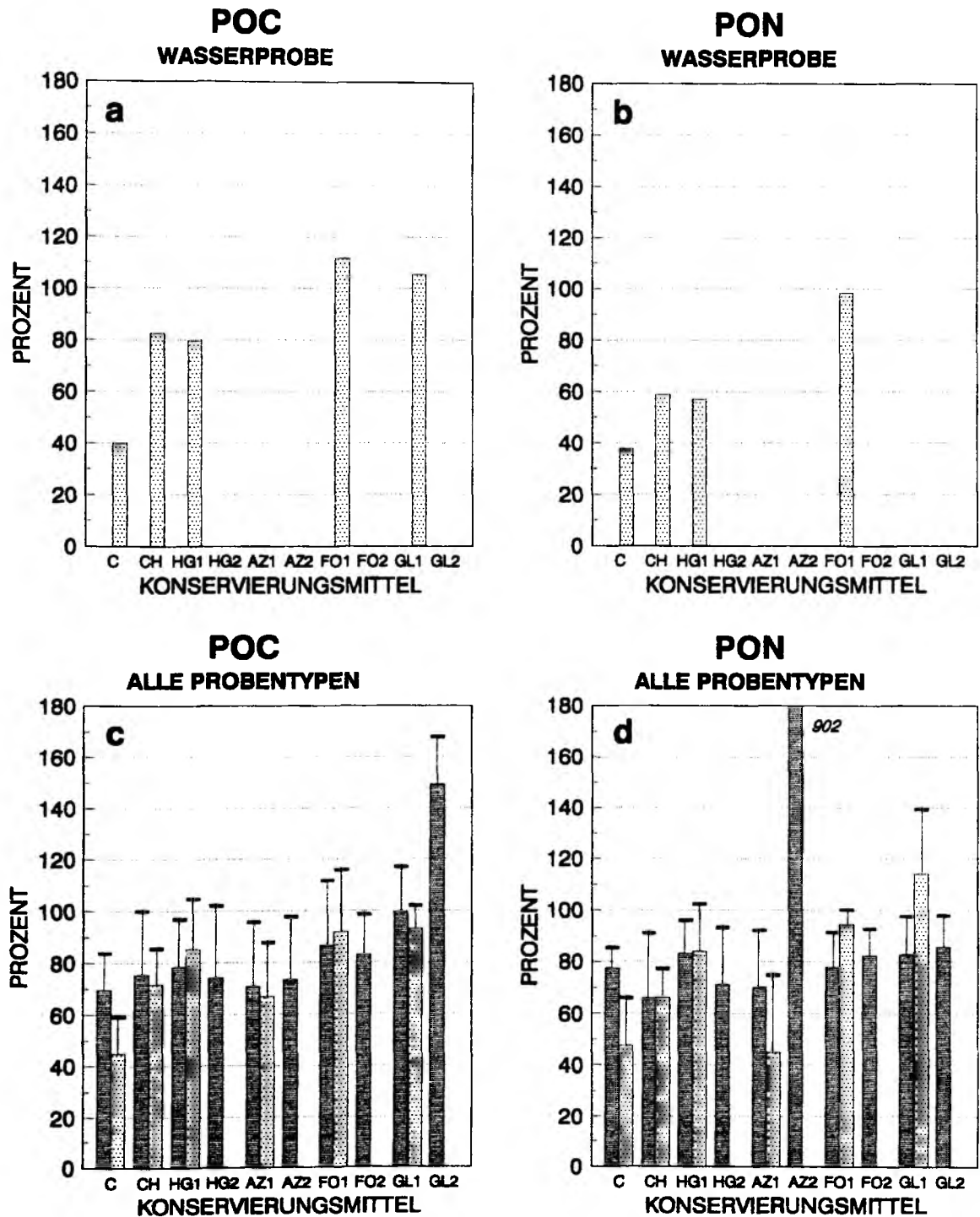


Abb. 8: Erhalt von a: POC in der Wasserprobe, b: PON in der Wasserprobe, c: Mittelwerte für POC, d: für PON (Mittelwerte + Standardabweichung). Helle Balken: erstes Experiment (4 Wochen), dunkle Balken: zweites Experiment (3 Wochen)

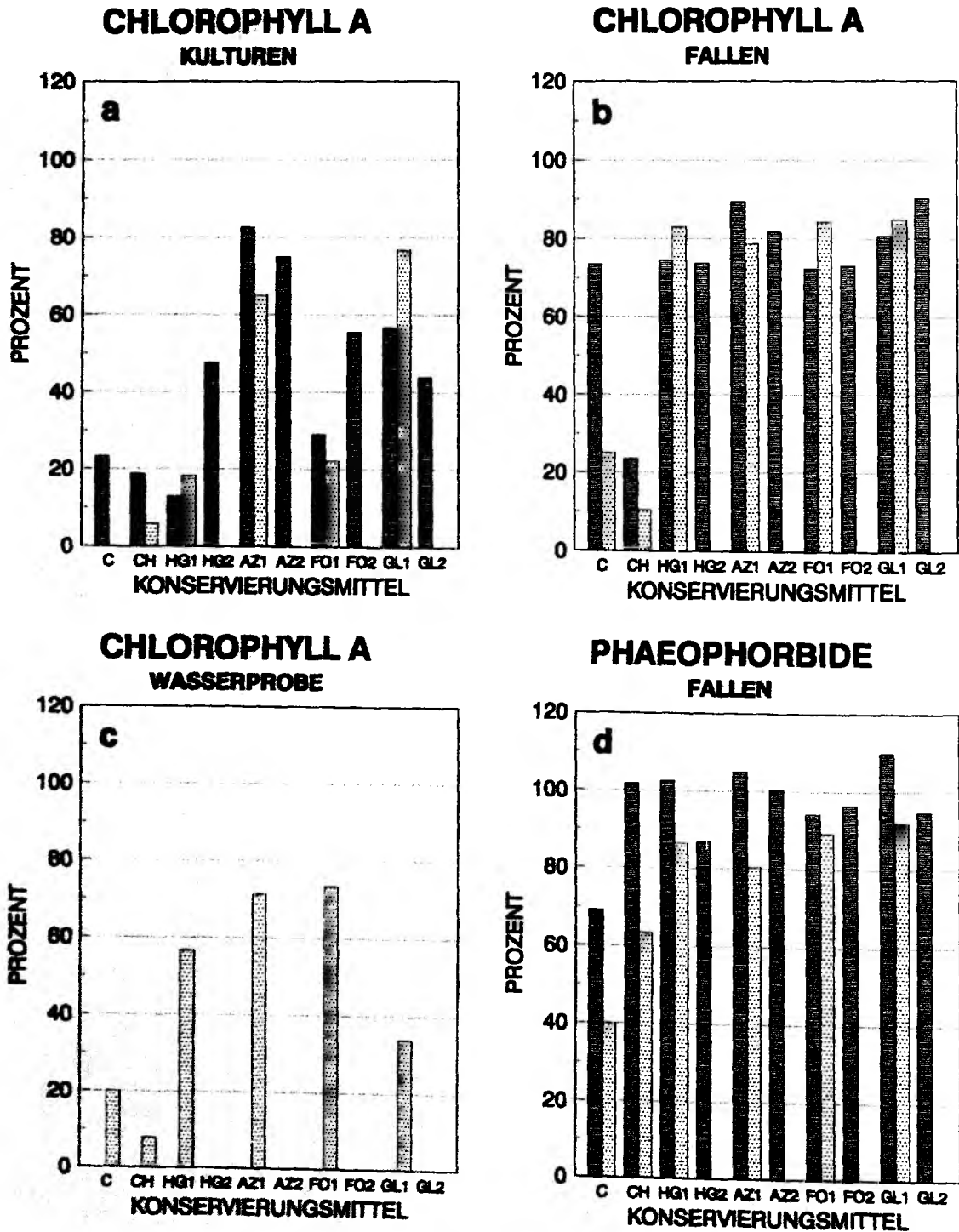
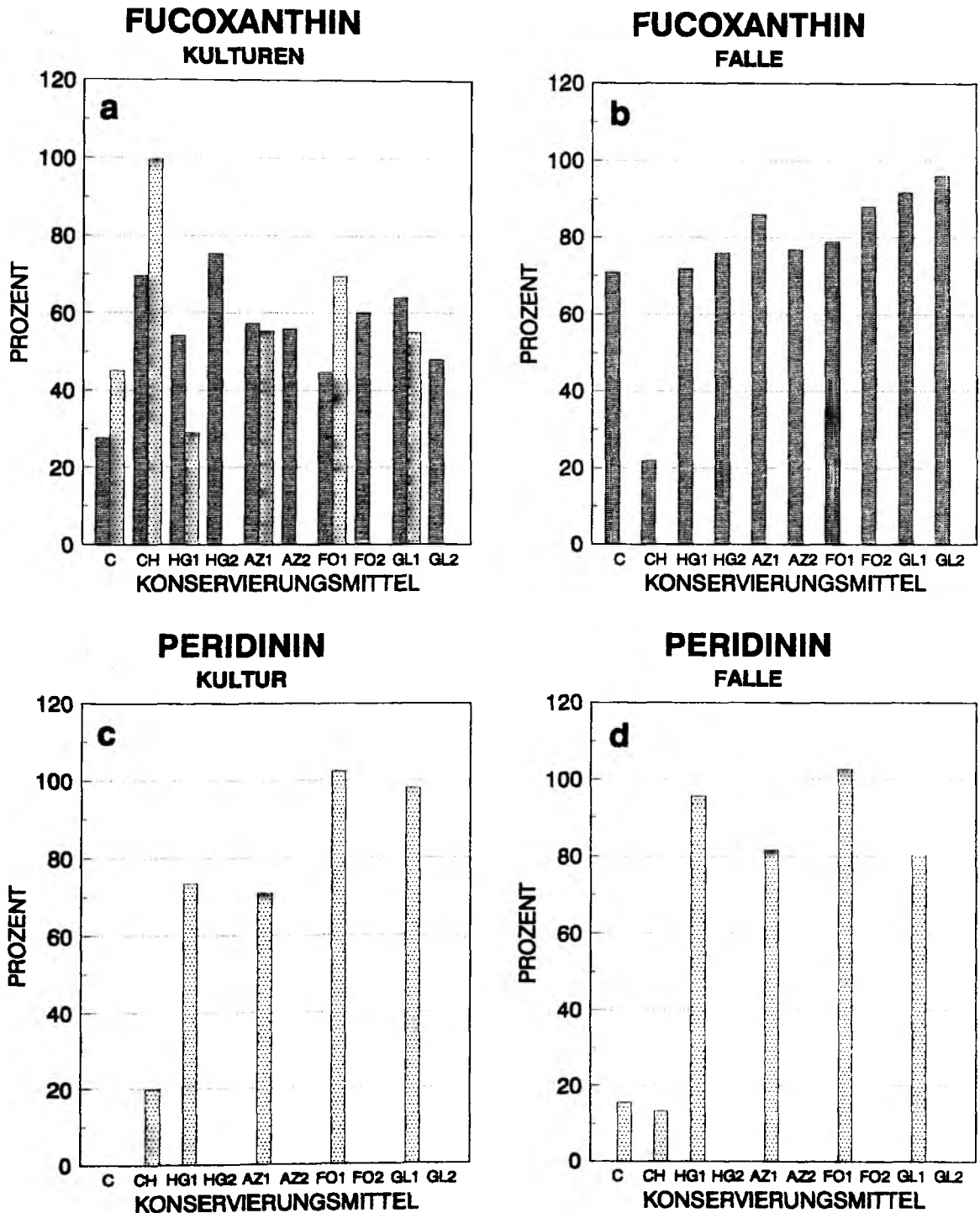


Abb. 9: Konservierung von Chlorophyll a a: in den Kulturen, b: in Sinkstoff-Fallen, c: in der Wasserprobe, d: Konservierung von Phaeophorbiden in Sinkstoff-Fallen. Helle Balken: erstes Experiment (4 Wochen), dunkle Balken: zweites Experiment (3 Wochen)





**Abb. 10:** Konservierung von Fucoxanthin a: in den Kulturen, b: in den Fallen, c: Konservierung von Peridinin in der Kultur, d: in der Falle. Helle Balken: erstes Experiment (4 Wochen), dunkle Balken: zweites Experiment (3 Wochen)

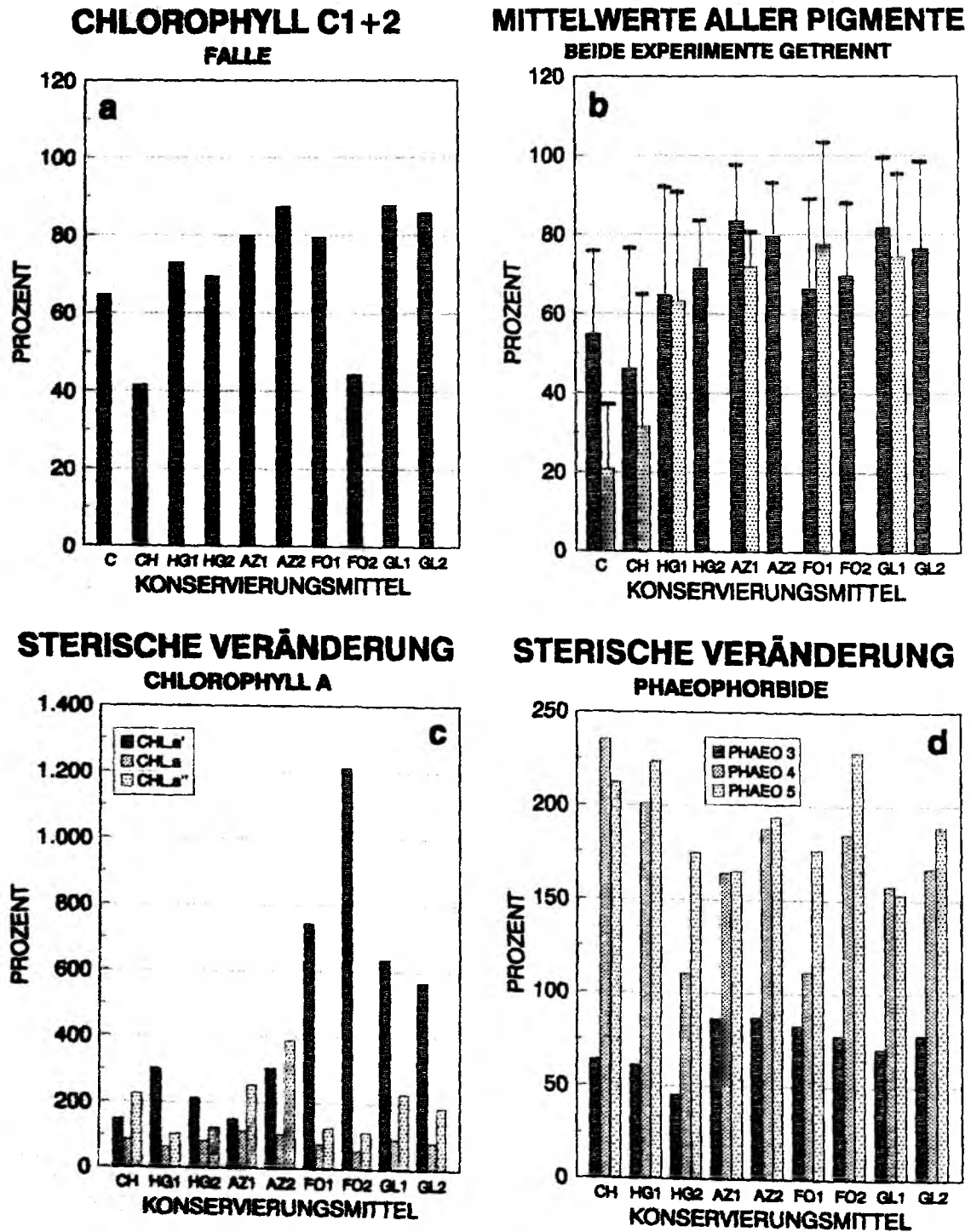


Abb. 11: a: Konservierung von Chlorophyll c1+2 in der Falle, b: Mittelwerte aller Pigmente (+ Standardabweichung). Helle Balken: erstes Experiment (4 Wochen), dunkle Balken: zweites Experiment (3 Wochen) c: sterische Veränderung von Chlorophyll a, d: der Phaeophorbide

**Tab. 7: Übersicht über die Wirkungsgrade der einzelnen Gifte und Konservierungsmittel in den verschiedenen Probentypen (++, >90%; +, 80-90%; ±, 60-80%; -, 40-60%; --, <40%;**

	CH	HG1	HG2	AZ1	AZ2	FO1	FO2	GL1	GL2
<b>BAKTERIEN FALLEN</b>	++	+	-	-	+	+	+	+	+
<b>BAKTERIEN KULTUREN</b>	++	+	-	-	+	+	+	++	++
<b>BAKTERIEN WASSER</b>	±	+		-		+		+	
<b>BAKTERIEN GESAMT</b>	+	+	-	-	+	+	+	++	++
<b>POC FALLEN</b>	++	++	++	+	++	++	++		
<b>POC KULTUREN</b>	-	±	-	-	-	±	±		
<b>POC WASSER</b>	±	+				++			
<b>POC GESAMT</b>	±	+	±	±	±	+	+		
<b>PON FALLEN</b>	+	++	++			++	++	++	++
<b>PON KULTUREN</b>	-	+	-			+	±	+	±
<b>PON WASSER</b>	-	-				++			
<b>PON GESAMT</b>	±	+	±			++	+	++	+
<b>CHL<sub>a</sub> FALLEN</b>	--	±	±	+	+	±	±	+	+
<b>CHL<sub>a</sub> KULTUREN</b>	-	-	-	±	±	--	-	-	-
<b>CHL<sub>a</sub> WASSER</b>	-	-		±		±		-	
<b>PHORBS FALLEN</b>	+	++	+	++	++	++	++	++	++
<b>FUCO FALLEN</b>	--	±	±	+	±	±	+	++	++
<b>FUCO KULTUREN</b>	+	-	±	-	-	-	±	±	-
<b>PERI FALLE</b>	--	++		+		++		+	
<b>PERI KULTUR</b>	--	±		±		++		++	
<b>CHL<sub>c1+2</sub> FALLE</b>	-	±	±	+	+	±	-	+	+
<b>PIGMENTE GESAMT</b>	-	±	±	±	±	±	±	+	±

## 2.5 Methodenvergleiche

Die Proben für die Messungen von Chlorophyll *a* mit der ebenfalls an Bord verwendeten trichromatischen Methode (UNESCO 1966, JEFFREY und HUMPHREY 1975) und für die mikroskopische Bestimmung der Populations-Zusammensetzung des Phytoplanktons (UTERMÖHL 1931, 1958) stammten aus den 10 l-Wasserschöpfern der CTD-Sonde (s.o.), diejenigen für die HPLC-Analysen aus der Schöpfer-Rosette mit den 30 l-Schöpfern. Diese war, im Gegensatz zu der CTD-Sonde, nicht mit einer Drucksonde ausgestattet, sodaß die Probentiefen an Hand der Drahtlänge festgestellt werden mußten. Die Ergebnisse der genannten Methoden sind also nur qualitativ mit denjenigen der HPLC-Analysen vergleichbar, da erstens die Gleichheit der Probentiefen nicht gewährleistet war und zweitens die beiden Rosetten nicht gleichzeitig, sondern bis zu 5 Stunden zeitversetzt zum Einsatz kamen. Zur Einschätzung der quantitativen Vergleichbarkeit wurden deshalb an 10 Stationen bei 59°N / 21°W insgesamt 52 Parallelproben aus den Wasserschöpfern der CTD-Sonde entnommen. Probennahme, Filtration und Filteraufbewahrung erfolgten wie oben beschrieben. Zur Ermittlung der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons wurden aus jeder Probentiefe 200 ml in braune Utermöhl-Flaschen abgefüllt und mit gepuffertem Formalin (Endkonzentration 0,4 %) konserviert (THRONDSOHN 1978, EDLER 1979). Für die Utermöhl-Methode wurden jeweils 3 Tiefen an 6 dieser Stationen gezählt. Diese Zählungen führte dankenswerterweise Fr. Dipl. Biol. M. Deckers (Inst. für Meereskunde, Kiel) durch.

### 2.5.1 Ergebnisse und Diskussion der Methodenvergleiche

#### 2.5.1.1 Chlorophyll *a* trichromatisch und mit HPLC gemessen

Die mit der trichromatischen Methode gemessenen Chlorophyll *a*-Werte in der Wassersäule zeigten eine mittlere Überschätzung gegenüber denjenigen der HPLC - Methode um 21% (Abb. 12a). Noch höher war der Fehler bei den Messungen der Sinkstoffe: für die Ergebnisse der fixierten Proben der Tagesdrifter ergab sich eine mittlere Überschätzung von 198%, bei den unfixierten Proben eine solche von 375%. Der höhere Wert für die nicht fixierten Proben ist mit dem höheren Anteil von Phaeophorbiden in diesem Material zu erklären (siehe Kap. 3.4.2.2 und 3.5.2). JENSEN und SAKSHAUG (1973) fanden in Wasserproben eine Überschätzung von bis zu 75% gegenüber chromatographischen Methoden, JACOBSEN (1978) in abgesunkenem Material eine solche von bis zu 400% gegenüber HPLC. Ebenso schlechte Übereinstimmung von HPLC und trichromatischer Methode wiesen NEVEAUX *et al.* (1990) bei Anwesenheit von Phaeopigmenten nach. HALLEGRAEFF und JEFFREY (1985) und GIESKES und KRAAY (1983b) wiesen per HPLC bisher unbekannte Derivate von Chlorophyll *a* nach, welche die Ergebnisse aller nichttrennenden Meßmethoden (photo- wie fluorometrisch) stark verfälschen können. Dieser Vergleich zeigt einen der wichtigen Beiträge, den die HPLC-Methode leistet.

### 2.5.1.2 Vergleich der Populations-Zusammensetzung nach der Utermöhl- und der HPLC-Methode

Für diesen Vergleich wurden die einzelnen, mit HPLC gemessenen, klassenspezifischen Pigmente in Chlorophyll *a* - Äquivalente umgerechnet (Tab. 9) und dann ihr jeweiliger Anteil am Gesamtchlorophyll bestimmt (siehe auch Kap. 2.6.1). Die mit der Utermöhl - Methode bestimmten Abundanzen der Phytoplankter wurden in Kohlenstoff transformiert und ebenfalls ihr Anteil am Gesamtkohlenstoff errechnet (DECKERS 1991). Die Ergebnisse sind in Abb. 12b und 12c dargestellt. Für die Klasse der Diatomeen zeigten beide Methoden eine relativ gute Übereinstimmung. Prymnesiophyceae und Chrysophyceae (Siliko-Flagellaten) hatten nach der Utermöhlmethode eine sehr viel geringere Abundanz, während die autotrophen Dinoflagellaten stark überschätzt wurden. Die summarisch als "µ-Flagellaten" zusammengefaßten, mikroskopisch nicht bestimmbar Plankter, konnten durch die Messung ihres Pigmentbesteckes in die Klassen der Prasino-, Crypto- und Chlorophyceae aufgelöst werden.

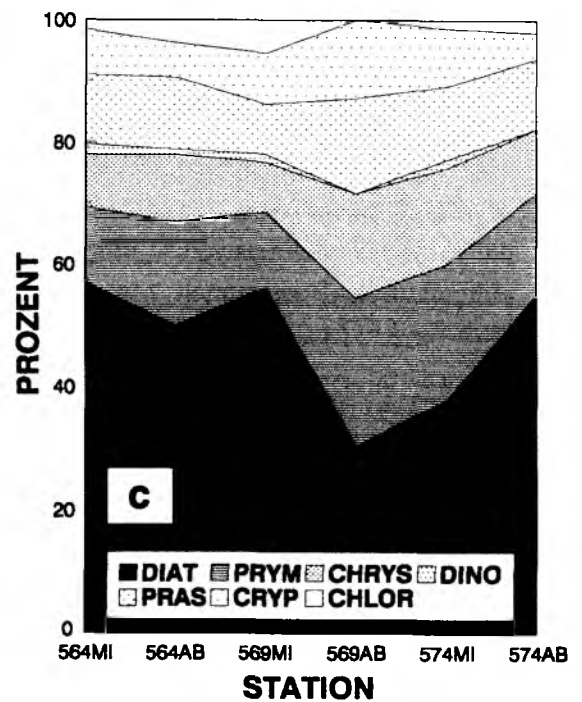
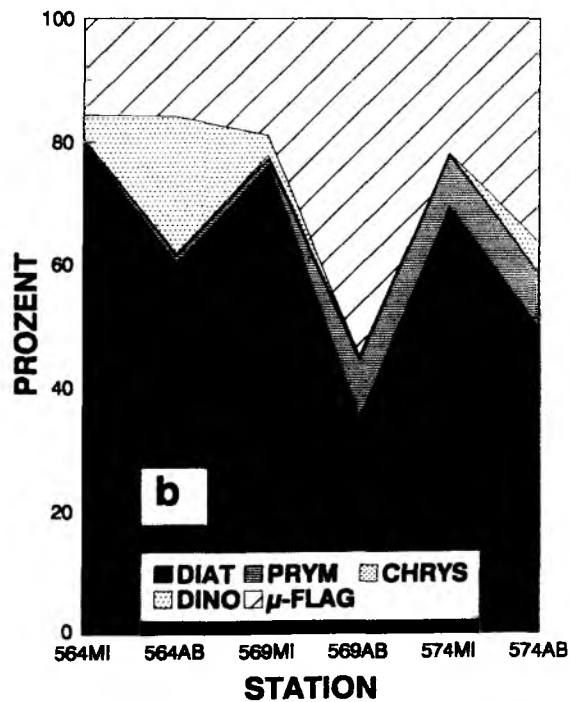
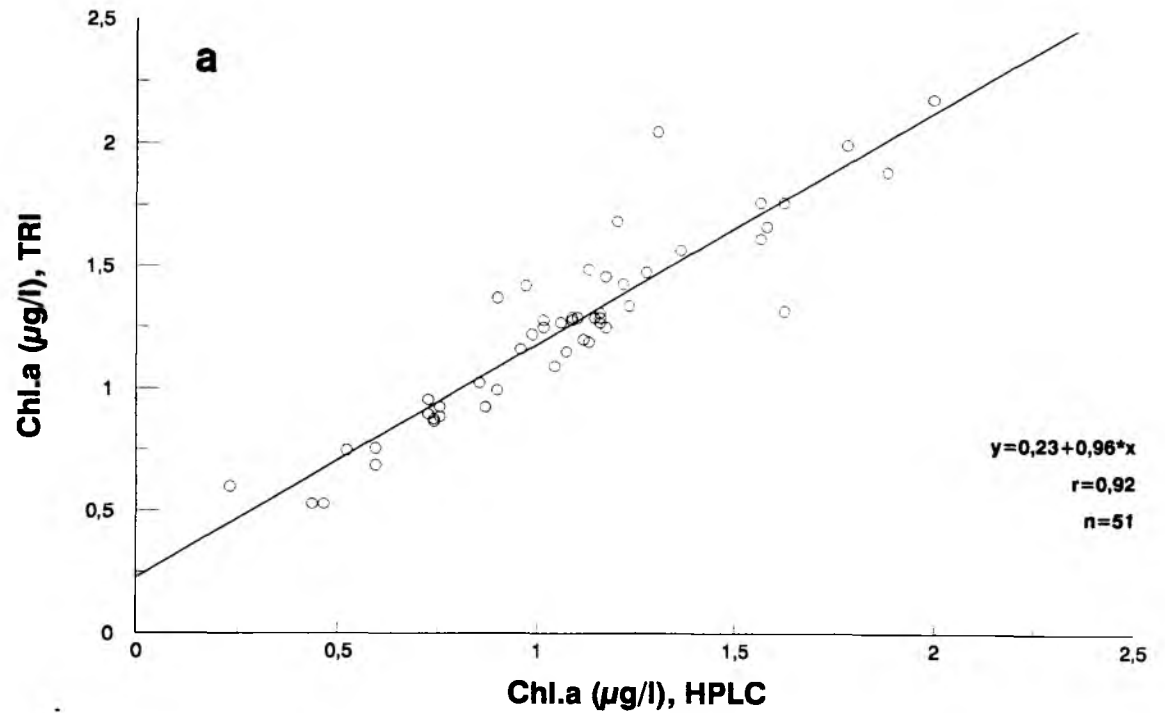
Dies ist einer der wichtigsten Ergänzungen der Markerpigment-Methode zur Utermöhlmethode. Die meisten Nano- und Pikoplankter können mikroskopisch nicht bestimmt werden (FOGG 1986). Oft sind kleine Zellen durch Aggregate "maskiert", viele fragile Zellen können durch die Verwendung von Konservierungsmitteln (z.B. dem hier verwendeten Formalin) platzen oder schrumpfen (BOOTH 1987) und Kalkschalen (z.B. Coccolithophoriden) sich auflösen. Sogar mit dem als sehr gutes Konservierungsmittel erachteten Glutaraldehyd fanden MURPHY und HAUGEN (1985) nach Zugabe des Mittels zu einer Kultur von Prasinophyceae eine sofortige Zerstörung von 15-20% der Zellen und in den nächsten 8 Tagen einen weiteren Verlust von 35-45%. So täuschte z.B. in einer Studie von GIESKES und KRAAY (1983b) die mikroskopische Auszählung von Nordsee-Wasserproben eine Dominanz der Diatomeen vor, während die mit HPLC gemessenen Markerpigmente einen mindestens ebenso hohen Anteil von Cryptophyceae (Alloxanthin) nachwiesen. Die Identifizierung der Größenfraktionen des Piko- und Nanophytoplanktons ist vor dem Hintergrund ihres oft signifikanten Beitrages zur Primärproduktion äußerst wichtig (z.B. PLATT *et al.* 1983). Außerdem ermöglicht es die HPLC-Methode, den Beitrag von autotrophen Dinoflagellaten genauer zu bestimmen, von dem anzunehmen ist, daß er in der Vergangenheit durch die Unsicherheiten bei der visuellen Bestimmung falsch eingeschätzt wurde. Eine starke Überschätzung der autotrophen Dinoflagellaten konnten z.B. auch HARRISON *et al.* (1993) feststellen. Besonders interessant sind dabei auch Arten, die autotrophe Endosymbionten haben. So ist bei *Gymnodinium galatheum*, *G. breve* und *Gyrodinium aureolum* das Markerpigment 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin gefunden worden (TANGEN und BJORNLAND 1981, BJORNLAND *et al.* 1984), welches auf einen Symbionten aus der Klasse der Prymnesiophyceae hindeutet. Ebenso wurden autotrophe Endosymbionten (Chrysophyceae)

bei *Peridinium balticum* (TOMAS und COX 1973a,b) und *Peridinium foliaceum* (WITHERS und HAXO 1975), bei dem Ciliaten *Mesodinium rubrum* (GIESKES und KRAAY 1983, (wobei es sich um einen Vertreter der Cryptophyceae handelt), und bei Foraminiferen (KNIGHT und MANTOURA 1985, Diatomeen und Dinoflagellaten) gefunden. Diatomeen können stickstoff-fixierende Cyanobakterien als Symbionten inkorporieren (WERNER 1977).

Anzumerken ist, daß der Beitrag der einzelnen Klassen zum Chlorophyll nicht gleich mit demjenigen zum Phytoplankton-Kohlenstoff (PPC) sein muß. Wünschenswert wären daher klassenspezifische PPC/Chl.a- bzw. PPC/Markerpigment-Verhältnisse. In Tab. 8 sind einige dieser Verhältnisse aufgeführt. Daraus wird ersichtlich, daß Diatomeen im allgemeinen die geringste Menge an organischem Kohlenstoff pro Chlorophyll *a* besitzen. Ihr Beitrag zum Gesamt-PPC wäre also noch geringer als zum Gesamt-Chlorophyll in Abb. 12c, und damit auch geringer, als die mikroskopischen Zählungen zeigten.

**Tab. 8:** Verhältnisse von organischem Kohlenstoff zu Chlorophyll *a* einiger Klassen des Phytoplanktons. + = Kulturen, \* = Freilandproben

DIAT	DINO	PRYM	CHRY	CHLOR	QUELLE
25-90:1 +	65-80:1 +	65:1 +	75-110:1 +	20-40:1 +	STRICKLAND (1965)
30:1 +	100:1 +	-	-	-	SMETACEK (1975); CHAN (1988)
22-26:1 *	123-159:1 *	12-16:1 *	-	-	KLEPPEL <i>et al.</i> (1988)
15-45:1 *	45-189:1 *	-	-	-	Parallel-Proben Utermöhl, HPLC; vorliegende Arbeit



**Abb. 12:** a: Regression trichromatische Chlorophyll-Messung gegen HPLC, b: prozentualer Anteil der einzelnen Gruppen am Gesamt-PPC (Utermöhl), c: prozentualer Anteil der einzelnen Gruppen am Gesamtchlorophyll (HPLC)

## 2.6 Kritik der angewandten Methoden

### 2.6.1 Die Verwendung von Pigmenten und deren Abbauprodukten als Biomarker

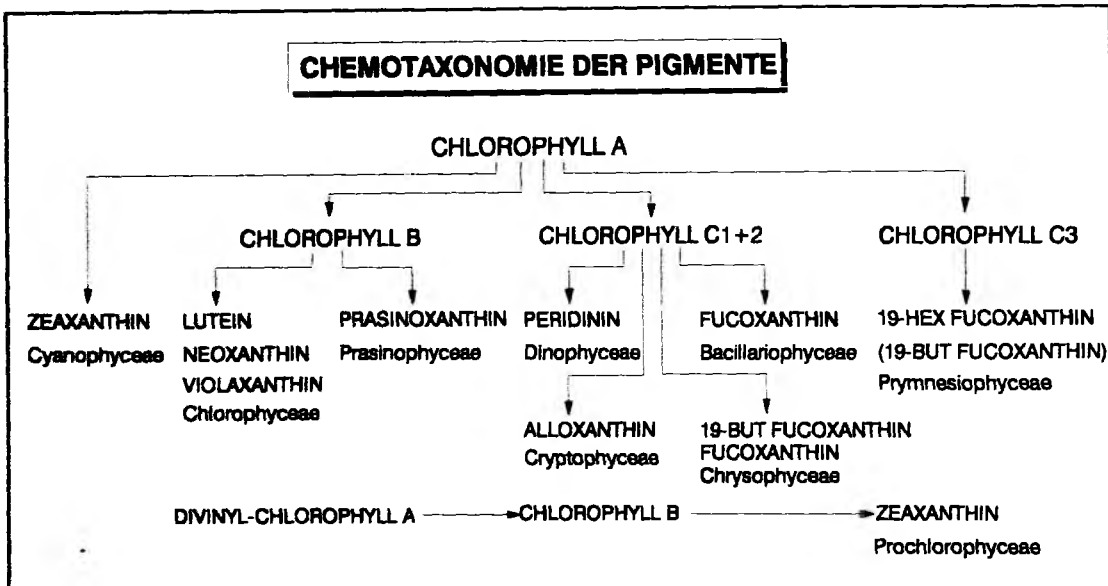


Abb. 13: Chemotaxonomie der Pigmente (abgeändert und erweitert nach BURKILL *et al.* 1987)

Um den Anteil jedes der Phytoplankton-Taxa am gesamten Chlorophyll *a* einer Population oder am Absinkgeschehen abschätzen zu können, ist es notwendig, die entsprechenden Markerpigmente (Abb. 13) in Chlorophyll *a*-Äquivalente umzurechnen. Grundsätzlich sind dafür zwei Verfahrensweisen möglich. Die erste ist die Verwendung der aus der Literatur (Monokulturen) bekannten Verhältnisse von Chlorophyll *a* zu den gruppenspezifischen Farbstoffen (Tab. 9). Diesen Ansatz benutzten EVERITT *et al.* (1990). Allerdings paßten sie die Literaturwerte mit einer aus ihrer Veröffentlichung nicht nachvollziehbaren Iterations-Methode an ihre Meßwerte an. Zu dieser Methode verweisen sie auf einen Artikel, der, 1990 eingereicht, bis heute in der genannten Zeitschrift nicht erschienen ist. Die zweite Verfahrensweise ist die Berechnung der Verhältnisse mit Hilfe der multiplen Regression (GIESKES *et al.* 1988). Diese Methode wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit getestet. Zunächst wurde mit den Konzentrationen aller Carotinoide und Chlorophylle ( $n = 12$ ) in der euphotischen Zone aller Stationen der vier Untersuchungsgebiete eine Clusteranalyse mit anschließender multidimensionaler Skalierung durchgeführt. Die Vorgehensweise dabei ist bei FIELD *et al.* (1982) genau beschrieben. Die erforderlichen Berechnungen wurden mit dem von Dr. Piepenburg (Institut für Polarökologie, Universität Kiel) entwickelten Programm "COMM" und dem Programm "SYSTAT" durchgeführt. Ergebnis ist dabei eine Gruppierung der Stationen nach der Ähnlichkeit ihrer Pigmentmuster. Innerhalb eines jeden Clusters wurde



dann der partielle Korrelations-Koeffizient jedes Markerpigmentes zu Chlorophyll *a* berechnet. Mit denjenigen Pigmenten, die mindestens auf dem 1%-Niveau signifikant waren, wurde eine multiple Regression wiederum innerhalb eines jeden Clusters durchgeführt, um die entsprechenden Verhältnisse zur Berechnung der Chlorophyll-Äquivalente zu erhalten. Trotz hohem Rechenaufwand hat sich diese Methode für den vorliegenden Datensatz als leider nicht geeignet erwiesen. In allen Gebieten ergaben sich bei einigen Markerpigmenten negative oder sehr stark von den Literaturwerten abweichende Verhältnisse. Ähnliches fanden BARLOW *et al.* (1993), die sich daraufhin für eine Mischung aus Berechnung durch multiple Regression und Literaturwerten entschieden. Ein weiterer Nachteil der oben beschriebenen Methode ist, daß wertvolle Informationen über weniger abundante Algenklassen verlorengehen. Das vielleicht wichtigste Argument gegen diesen Ansatz ist die Nichtbeachtung von in mehr als einer Algen-Klasse vorkommenden Pigmenten (s.u.). Deshalb wurde in der vorliegenden Arbeit teilweise auf die Vorgehensweise von EVERITT *et al.* (1990) zurückgegriffen und Literaturwerte benutzt (Tab. 9). Im folgenden wird diese Methode diskutiert und bewertet.

**Tab. 9:** Verhältnisse von Chlorophyll *a* / Markerpigmenten in den verschiedenen Phytoplankton - Klassen (Basis: Gewicht / Zelle), *n* = Anzahl der untersuchten Arten

KLASSE	MARKERPIGMENT	n	VERHÄLTNIS	QUELLEN
BACILLARIOPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>c1+2</i>	81	5,0 ± 1,8	3, 4, 5, 10, 12, 13
	FUCOXANTHIN	14	1,8 ± 0,5	1b, 4, 5, 10, 12, 13
DINOPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>c2</i>	25	3,9 ± 1,8	2, 4, 13
	PERIDININ	7	2,3 ± 0,5	4, 9, 13
PRYMNESIOPHYCEAE (COCCOLITHOPH.)	CHLOROPHYLL <i>c2+3</i>	2	3,6 ± 0,2	8, 12
	19'- HEXANOYLOXY - FUCOXANTHIN	2	1,1 ± 0,1	8, 12
CRYPTOPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>c1+2</i>	2	4,9	4, 13
	ALLOXANTHIN	4	3,0 ± 1,2	1b, 9, 13
CHRYSTOPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>c2+3</i>	7	3,7 ± 0,7	6, 7, 8, 12
	FUCOXANTHIN	9	3,0 ± 1,7	1b, 6, 7, 8, 12
	19'- BUTANOYLOXY - FUCOXANTHIN	10	2,4 ± 1,5	6, 7, 8, 11, 12
CHLOROPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>b</i>	21	2,0 ± 0,5	1a, 11, 13
	LUTEIN	17	5,0 ± 1,8	1a, 13
PRASINOPHYCEAE	CHLOROPHYLL <i>b</i>	3	1,1 ± 0,2	11
	PRASINOXANTHIN	3	3,5 ± 0,6	11
CYANOPHYCEAE	ZEAXANTHIN	1	4,3	13

**Quellen:** 1a: Hager & Stransky 1970a; 1b: Hager & Stransky 1970b; 2: Jeffrey *et al.* 1975; 3: Carreto & Cartoggio 1976; 4: Vesk & Jeffrey 1977; 5: Owens & Wold 1986; 6: Bjørnland *et al.* 1987; 7: Vesk & Jeffrey 1987; 8: Wright & Jeffrey 1987; 9: Burkill *et al.* 1987; 10: Stauber & Jeffrey 1988; 11: Hooks *et al.* 1988; 12: Bidigare 1989; 13: eigene Messungen

Hier sollen noch einmal die wichtigsten Fragestellungen der vorliegenden Arbeit aufgeführt werden:

- 1.: Welche Klassen des Phytoplanktons waren an der Zusammensetzung der Populationen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten beteiligt und wieviel trug jede Klasse zum Bestand von Chlorophyll *a* bei?
- 2.: Wie veränderten sich die Gemeinschaften über die Zeit?
- 3.: Gab es vertikale Unterschiede in der Verteilung der Klassen?
- 4.: Welche Klassen trugen wieviel zum vertikalen Fluß bei?
- 5.: Welchen Einfluß hatte die Freßaktivität der Zooplankter auf die Phytoplankton-Gemeinschaften und deren Absinken?
- 6.: Gab es Freßpräferenzen der Zooplankter im Hinblick auf einzelne Phytoplankton-Klassen?

Für die Beantwortung, besonders der Fragen 1 bis 3, ist die Erfüllung folgender Voraussetzungen notwendig:

- Innerhalb einer Phytoplankton-Art sind die Verhältnisse von Chlorophyll *a* zu den entsprechenden Markerpigmenten relativ konstant.
- Diese Verhältnisse verändern sich auch durch den Einfluß z.B. verschiedener Lichtqualitäten und -intensitäten oder unterschiedlicher Nährsalz-Angebote nicht oder kaum.

Diese Voraussetzungen wurden für die photosynthetisch aktiven Carotinoide in der Vergangenheit bei verschiedenen Phytoplankton-Klassen bestätigt (z.B. HEALEY *et al.* 1967, JEFFREY *et al.* 1975, CARRETO und CARTOGGIO 1976, VESK und JEFFREY 1977, WITHERS *et al.* 1981, CARON *et al.* 1983, KLEIN 1988). Für Chlorophyll *b* und die photoprotektorisches wirkenden Carotinoide Diadinoxanthin und Zeaxanthin scheint das Verhältnis zu Chlorophyll *a* von der Lichtintensität bzw. Nährstoff-Angebot abhängig zu sein (z.B. BROWN und RICHARDSON 1968, CARRETO und CARTOGGIO 1976, CARRETO *et al.* 1989, KANA *et al.* 1988, KLEIN 1988). Von den drei genannten Pigmenten wurde das unspezifische Diadinoxanthin in dieser Arbeit nicht zur Berechnung von Chlorophyll-Äquivalenten herangezogen.

BARLOW *et al.* (1993) fanden im Gebiet bei 47°N / 20°W im Juni / Juli 1989 drei Vertreter der Prymnesiophyceae: *Imantonia rotunda*, *Emiliania huxleyi* und *Chrysochromulina sp.*. Zwar haben diese 19-Hexanoyloxy-Fucoanthin und Chlorophyll *c3* als dominante Markerpigmente, jedoch wies *Imantonia* im Gegensatz zu den anderen zusätzlich relativ

signifikante Mengen an 19-Butanoyloxy-Fucoxanthin auf, ein Pigment das bisher (ONDRUSEK *et al.* 1991, WILLIAMS und CLAUSTRE 1991) und auch in der vorliegenden Arbeit als Markerpigment für Chrysophyceae benutzt wurde. Die Anwesenheit von *Imantonina* in den bearbeiteten Proben würde den Anteil der Chrysophyceae vermindern und den der Diatomeen erhöhen, da rechnerisch der Beitrag der Chrysophyceae zum Fucoxanthin (Markerpigment für Diatomeen) vom Gesamtfucoxanthin subtrahiert wurde:

$$Chl.a_{Diat} = (\sum Fuco - (19 - But \cdot \alpha/\beta)) \cdot \gamma$$

$\alpha$  bedeutet das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu 19-Butanoyloxy-Fucoxanthin in Chrysophyceae,  $\beta$  dasjenige von Chlorophyll *a* zu Fucoxanthin in dieser Klasse und  $\gamma$  das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Fucoxanthin in Diatomeen. Leider geben BARLOW *et al.* (1993) keine berechneten Verhältnisse von Chlorophyll *a* zu 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin an; allerdings geht aus den in ihrem Artikel gezeigten Chromatogrammen hervor, daß der in der vorliegenden Untersuchung benutzte Wert (siehe Tab. 9) etwa dem Mittelwert der drei untersuchten Arten entspricht.

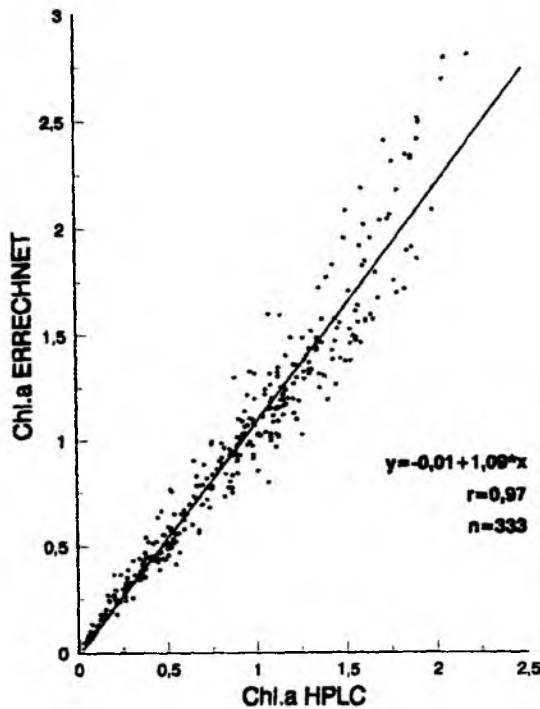
Ein Nachteil der hier verwendeten HPLC-Methode ist, daß Lutein (typisch für Chlorophyceae) nicht von Zeaxanthin (typisch für Cyanophyceae) getrennt werden kann. Deshalb wurde der Anteil der Cyanophyceae mit folgender Gleichung berechnet:

$$Chl.a_{Cyan} = (\sum Lut + Zea - (Chl.b \cdot \alpha/\beta)) \cdot \gamma$$

$\alpha$  bedeutet das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b* in Chlorophyceae,  $\beta$  das von Chlorophyll *a* zu Lutein in Chlorophyceae und  $\gamma$  das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Zeaxanthin der Cyanophyceae.

Außerdem kann die verwendete Methode nicht das für die Prochlorophyceae typische Divinyl-Chlorophyll *a* nachweisen, da es zusammen mit Chlorophyll *a* eluiert. Diese Vertreter der Prokaryonten kommen hauptsächlich in oligotrophen tropischen und subtropischen Meeresgebieten vor (CHISHOLM *et al.* 1988, VELDHUIS und KRAAY 1990), sodaß die besonders bei 18°N und 33°N als Chlorophyceae bezeichnete Klasse auch Prochlorophyceae beinhalten könnte.

Für die Abschätzung der Verwendbarkeit der in Tabelle 9 aufgeführten Verhältnisse ist in Abb. 14 die lineare Regression zwischen den tatsächlich gemessenen Chlorophyll *a*-Konzentrationen aller in dieser Arbeit besprochenen Wasserproben und der jeweiligen Summe der berechneten Chlorophyll *a*-Äquivalente dargestellt. Insgesamt ergab sich daraus, bei hoher Korrelation, eine Überschätzung der tatsächlichen Werte um nur 9% ( $r = 0,97$ ;  $n = 333$ ;  $p < 0,1\%$ ), mit einer Bandbreite von einer Unterschätzung um 6% bis zu einer Überschätzung von 24%. Eine Erklärung der Überschätzung könnte außer den oben erwähnten



**Abb. 14:** Lineare Regression des gemessenen zu errechnetem Chlorophyll *a*

Unsicherheiten die Anwesenheit von Kotballen oder anderen Partikeln in der Wassersäule sein, in denen zwar noch Carotinoide nachzuweisen waren, der überwiegende Teil des Chlorophyll *a* aber bereits um- bzw. abgebaut wurde. Tatsächlich ist die Überschätzung im Gebiet bei 47°N (hoher Anteil an Phaeophorbiden relativ zu Chlorophyll *a*, siehe Abb. 30a) mit durchschnittlich 19% ( $n=128$ ) größer als z.B. bei 57°N (relativ niedriger Anteil an Phaeophorbiden, siehe Abb. 50a): hier ergab sich eine mittlere Überschätzung von nur 3% ( $n=166$ ).

Die Beantwortung der Fragen 4 und 5 wird durch verschiedene Prozesse beeinflusst. Pigmente in Detrituspartikeln erleiden eine Reihe von Um- und Abbauprozessen sowohl in der Wassersäule als auch in Sinkstoffen:

### **Photooxydation**

Lebende Zellen können sich gegen diesen Prozeß schützen. Besonders bekannt sind die lichtinduzierten, photoprotektorisch wirkenden Xanthophyllzyklen von Violaxanthin in Chlorophyceae (HAGER und STRANSKY 1970a) und Diadinoxanthin bei Diatomeen (HAGER und STRANSKY 1970b). Dagegen unterliegen Pigmente in toten Zellen und anderen

Detrituspartikeln der zerstörenden Wirkung des Lichtes. Zu nennen sind hier hauptsächlich intakte und fragmentierte Kotballen von Zooplanktern. Verschiedene Untersuchungen zeigten z.B. eine schnelle Zerstörung von Phaeophorbiden und -phytinen in der oberen Zone der euphotischen Zone (LORENZEN 1967, SOO HOO und KIEFER 1982a,b, WELSCHMEYER und LORENZEN 1985, GUERRERO *et al.* 1988). Dies würde zu einer Unterschätzung des Freßdruckes führen, dem die Phytoplankter in diesen Wasserschichten ausgesetzt sind. Die Wasserproben, bei denen in der vorliegenden Arbeit das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* als Grazing-Index berechnet wurde, wurden alle vormittags genommen, sodaß der aus der Photooxydation resultierende Fehler relativ gering war. Eine weitere Fehlerquelle wäre eine für die verschiedenen Pigmente unterschiedliche Oxydationsrate. Dieses würde zu einer relativen Anreicherung stabilerer Farbstoffe führen. Studien an getöteten Zellen aus Kulturen von *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) und *Skeletonema costatum* (Diatomeen) sowie an Kotballen von *Eucalanus hyalinus* (NELSON 1993), an Kotballen aus Feldproben gemischter Zooplankton-Populationen und von Salpen (NELSON 1986) ergaben jedoch gleiche lichtabhängige Zerstörungsraten für alle mit HPLC gemessenen Pigmente. Eine relative Anreicherung einzelner Pigmente läßt sich also nach heutiger Kenntnis ausschließen.

### Reaktionen im Dunkeln

Gegenüber der lichtabhängigen Zerstörung von Pigmenten ist der Abbau von Chlorophyllen und Phaeopigmenten im Dunkeln sehr viel langsamer (LORENZEN 1967a, DALEY 1973, DALEY und BROWN 1973, WELSCHMEYER und LORENZEN 1985) und stark temperaturabhängig (ROY und POULET 1990). Für die Carotinoide fand NELSON (1993) gleiche Ergebnisse.

Über den Umbau von Chlorophyll *a* gibt es in der Literatur unterschiedliche Angaben: LOUDA und BAKER (1986) fanden in einer Kultur von *Synedra sp.* (Diatomeen) nach 2-monatiger, anaerober Hälterung im Dunkeln und bei hoher Temperatur (20-22°C), sämtliches Chlorophyll *a* transformiert zu 66% in Phaeophytine, 32% Phaeophorbide und 2% Chlorophyllide. Ebenso analysierte HOLDEN (1963), daß *in vivo* Phaeophytin in Phaeophorbid umgewandelt werden kann. Geringfügige Transformation von Chlorophyll *a* ( $\leq 7,1\%$ ) fanden GUERRERO *et al.* (1988) in ihren Phytoplankton-Kulturen nach 30-tägiger Dunkelhälterung. Es entstanden sowohl Chlorophyllide als auch Phaeophytine und -phorbide. Eine signifikante, von der Verdauung der Zooplankter unabhängige Entstehung von Phaeophorbiden in Detritus würde die Abschätzung des Grazing-Einflusses sowohl in der Wassersäule als auch auf den Partikelfluß verfälschen. Keine Entstehung von Phaeophorbiden zeigten z. B. Experimente mit Diatomeen-Kulturen von HEALEY *et al.* (1967, *Navicula pelliculosa* unter Silikatmangel), von HALLEGRAEFF und JEFFREY (1985, s.u.) und von ROY (1986). HALLEGRAEFF und JEFFREY (1985) untersuchten junge und 6 Wochen gealterte Phytoplankton-Kulturen,

Feldproben, Kotballen von Zooplankton und im Labor fragmentierte Phytoplanktonzellen auf Umwandlungsprodukte von Chlorophyll *a*. Phaeophorbide fanden sie nur in Fäzes und Feldproben, nicht aber in den Kulturen und Zellfragmenten. Bei den Konservierungsexperimenten, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurden, konnte in keiner der Proben (vergiftet und unvergiftet) eine Entstehung von Phaeophorbiden festgestellt werden. Dagegen entstanden Phaeophytine in den unvergifteten Kulturen und Chlorophyllide bei den Experimenten mit Chloroform.

### **Ab- und Umbau von Pigmenten durch Freßfeinde des Phytoplanktons**

Die Verwendung von Phaeophorbiden als Indikatoren für die Freßaktivität von Zooplanktern ist mit einigen Einschränkungen behaftet. Zunächst sollten sie in Sinkstoffen überwiegend als Tracer für das Grazing von Meso- und Makro-Zooplanktons benutzt werden (z.B. JEFFREY 1974, 1980, SHUMAN und LORENZEN 1975, HALLEGRAEFF 1981, BATHMANN und LIEBEZEIT 1986, CARPENTER *et al.* 1986), da sich bei Fütterungsversuchen mit Mikro-Zooplankton oft keine Produktion von Abbauprodukten von Chlorophyll *a*, sondern eine Umwandlung in farblose Endprodukte zeigte (z.B. KLEIN *et al.* 1986, BURKILL *et al.* 1987). Andere Arbeiten wiesen gegensätzliche Ergebnisse auf (z.B. DALEY 1973, SOO HOO und KIEFER 1982a,b, GOLDMAN und CARON 1985, WELSCHMEYER und LORENZEN 1985, CARPENTER und BERGQUIST 1985). Ein weiterer Einwand gegen die Verwendung der Phaeophorbide als Indikatoren für die Freß-Aktivität des Mikro-Zooplanktons ist, daß dessen Kotballen wegen ihrer geringen Größe sehr langsam absinken. Dadurch sind darin vorhandene Farbstoffe länger dem Licht ausgesetzt, als dies in schnell sinkenden Kotballen größerer Plankter der Fall ist. Die Pigmente werden also eher photooxydiert.

In letzter Zeit ist die Annahme von SHUMAN und LORENZEN (1975), daß Chlorophyll *a* im Darm von Copepoden zu 100% in Phaeophorbide umgewandelt wird, widerlegt worden. So zeigten z.B. CONOVER *et al.* (1986), daß ein Teil des ingestierten Chlorophylls zerstört bzw. resorbiert wird. NELSON (1989) wies noch nicht abgebautes Chlorophyll *a* in Kotballen nach, was durch die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Ergebnisse bestätigt wird.

Phaeophytine sollten dagegen nicht als Grazing-Indikatoren verwendet werden, da sie auch innerhalb lebender und abgestorbener Phytoplankter entstehen (LIBBERT 1987). In den Kotballen, die im Rahmen der für die vorliegende Arbeit gemachten Experimente untersucht wurden, war der Anteil der Phaeophytine an den *a*-Chlorinen äußerst gering und lag mit  $5,3 \pm 1,9\%$  im selben Bereich wie in den Wassersäulen. Ähnlich geringe Anteile in Kotballen fanden HALLEGRAEFF (1981), MADIN und CETTA (1984) und HAWKINS *et al.* (1986). Ebenso entstanden im Verdauungstrakt der untersuchten Zooplankter keine Chlorophyllide.

Ihr Anteil war mit  $1,4 \pm 1\%$  noch geringer als derjenige der Phaeophytine und auch geringer als der Anteil in den Wassersäulen. Chlorophyllid-Anteile von  $< 2\%$  fand BIDIGARE (in PREZELIN und BOCZAR 1986, Seite 432) in Fäzes von Salpen.

Schwierigkeiten macht immer noch die Identifikation von Derivaten der Carotinoide. Im Verdauungstrakt von Copepoden scheinen sich diese Farbstoffe nicht abzubauen (z.B. JEFFREY 1974, HALLEGRAEFF 1981, KLEPPEL und PIEPER 1984, NELSON 1989). Man geht davon aus, daß nur  $\beta$ -Caroten resorbiert (PAANAKKER und HALLEGRAEFF 1978, RINGELBERG 1980) und von den Copepoden in ihr Gewebe eingebaut wird (CASTILLO *et al.* 1982). Dagegen wurden die Carotinoide Peridinin, Fucoxanthin und 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin im Darm von Salpen (*Cyclosalpa bakeri*, *Salpa sp.*, NELSON 1989) und Schwimmkrabben (*Pleuroncodes planipes*, NELSON 1989) sowie anderem großen Zooplankton und Nekton (REPETA und GAGOSIAN 1981, 1982, 1987) mehr oder weniger stark hydrolysiert und in polarere Derivate umgewandelt.

### 2.6.2 Die Messung des Pigmentflusses mit Sinkstoff-Fallen

Zur Diskussion dieses Punktes stehen Ergebnisse von den Laborexperimenten und aus den Felduntersuchungen bei  $47^\circ\text{N}$  und  $58^\circ\text{N}$  zur Verfügung. Es stellen sich folgende Fragen:

- 1.: Wie unterscheiden sich Fang- und Driftverhalten der mit einer Doppelfalle in lediglich einer Tiefe ausgestatteten Tagesdrifter von dem Verhalten der Langzeitdrifter, die zusätzlich zur Falle in der entsprechenden Tagesdrifertiefe eine weitere in 300 m besaßen?

Der unterschiedliche Aufbau beider Systeme schien nur geringfügige Auswirkungen auf das Driftverhalten gehabt zu haben, denn sie entfernten sich innerhalb von 24 Stunden nur maximal um 5-6 km voneinander. Betrachtet man dagegen die abgesunkenen Mengen, so sind besonders bei  $47^\circ\text{N}$  Unterschiede zu erkennen: in den Langzeitdrifter in 80 m waren 4 mal soviel  $\alpha$ -Chlorine und Carotinoide abgesunken wie in den Tagesdrifter. Möglicherweise hat also auch eine nur geringfügige Abweichung des Driftverhaltens eine Auswirkung auf die Fängigkeit eines Fallensystems. So könnte der Langzeitdrifter träger gewesen sein, was zu einer erhöhten Stromscherung an der Fallenöffnung und damit zu einer höheren Fängigkeit führte. Den selben Effekt hätte eine durch Strömungen verursachte Schräglage der Fallen gehabt (GARDNER 1985). Bei  $58^\circ\text{N}$  unterscheiden sich die abgesunkenen Mengen allerdings durchschnittlich nur um 13%. Außer diesen rein physikalischen Gründen könnte auch kleinskalige biologische Patchiness Ursache für die verschiedenen Sinkstoff-Mengen sein. Besonders bei  $47^\circ\text{N}/20^\circ\text{W}$  läßt sich dies vermuten, da die Probennahme in einem Frontbereich stattfand. Andererseits

wiesen die Regressionen von mit der trichromatischen Methode und mit HPLC gemessenem Chlorophyll *a* aus bis zu 5 Stunden zeitversetzten Probennahmen aus der Wassersäule (47°N:  $r=0,84$ ,  $n=122$ ,  $p<0,1\%$ ; 58°N:  $r=0,88$ ,  $n=114$ ,  $p<0,1\%$ ) auf keine ausgeprägte Patchiness hin.

## 2.: Welchen Einfluß haben aktiv in eine Falle schwimmende Zooplankter auf die Ergebnisse?

Zur Diskussion dieser Frage bietet sich ein Vergleich zwischen den Tagesdriftern mit und ohne Formalin-Fixierung an. Wenn Zooplankter in eine Falle ohne Konservierungsmittel schwimmen, ist anzunehmen, daß sie erstens zumindest einen Teil ihres Darminhaltes in die Falle eintragen und zweitens einen Teil der dort befindlichen Sinkstoffe fressen und somit auch vorhandenes Chlorophyll *a* in Phaeophorbide *a* umwandeln. In einer Falle mit Konservierungsmitteln würden sie dagegen sofort abgetötet. Tatsächlich sind in den unvergifteten Fallen der Tagesdrifter beider Gebiete mehr Phaeophorbide nachweisbar als in den vergifteten. Ihr durchschnittlicher Beitrag zu den Gesamt-Chlorinen *a* ist in den Fallen ohne Formalin bei 47°N 70% (66% bei 58°N) und nur 45% in den Fallen mit Formalin (50% bei 58°N). Entsprechend mehr tragen reines Chlorophyll *a* und Phaeophytine *a* (weniger abgebaut als Phaeophorbide) in den vergifteten Fallen bei (Abb.34b und 54b). Dies zeigt, daß auch bei einer so kurzen Exponierung von nur etwa 24 Stunden unerwünschte Grazingprozesse in einer Falle stattfinden können, was sich besonders bei 47°N auf die Zusammensetzung des Fallenmaterials ausgewirkt haben muß. Gleichzeitig machen es diese parallelen Messungen möglich, eventuell vorhandene Trends der Freßaktivität *in den Fallen* festzustellen.

## 3.: Welche Auswirkungen hat Formalin auf die Pigmente und deren Derivate in den Fallen und wie effizient ist die Konservierung?

Formalin zeigte in den Labor-Experimenten mit Sinkstoffen eine durchschnittliche Unterdrückung der Bakterienaktivität nach 6 Wochen um etwa 90% und einen Erhalt von POC und PON bei 100% bzw. 93% nach 3 Wochen bei 10°C. Diese Temperatur liegt im mittleren Bereich der Verhältnisse, denen die Fallen bei 47°N und 58°N ausgesetzt waren. Die in den Fallen verwendete Konzentration von Formalin (2 Vol.%) liegt ebenfalls etwa zwischen den beiden im Experiment benutzten von 0,36% und 5%. Chlorophyll *a* wurde in den Labor-Experimenten bei der kleineren Konzentration zu durchschnittlich 80%, bei der höheren zu 70%, Phaeophorbide *a* zu 90 bzw. 95% erhalten.

Bei den Sinkstoffen der Tagesdrifter zeigte sich, daß in die unvergifteten Fallen bei 47°N durchschnittlich 29%, bei 58°N 15% mehr *a*-Chlorine abgesunken waren als in die vergifteten Fallen. Dies läßt sich nur teilweise mit den Schwankungen bei der Entnahme der Unterproben erklären: zu ihrer Bestimmung wurden für jeden Drifter 6 Parallelproben gewogen, was eine durchschnittliche Abweichung von  $6 \pm 2,5\%$  bei 47°N und  $6 \pm 5,3\%$  bei 58°N ergab (STIENEN, unveröffentl. Daten). Näher liegt der Einfluß von Zooplankton-Grazing und / oder ein



unterschiedliches Fangverhalten der beiden Fallen, wenn z.B. eine Falle im Strömungsschatten der anderen driftete. BUTMAN (1984) schlägt auf Grund von Experimenten und theoretischen Strömungsberechnungen Mindestabstände zwischen Parallelfallen vor. Danach sollten quer zur Strömung mindestens drei, in Strömungsrichtung mindestens zehn Fallendurchmesser Abstand sein. Dies gilt zwar für verankerte Fallen, da jedoch die hier verwendeten Fallen direkt aneinander befestigt waren, läßt sich eine gegenseitige Beeinflussung nicht ausschließen.

Über die Effizienz von Formalin bei der Konservierung der Pigmente in den Sinkstoffen läßt sich keine genaue Aussage machen, da den fixierten Sinkstoff-Proben im Unterschied zu den unfixierten nicht sofort Unterproben entnommen worden waren. Sie muß aber zumindest für die *a*-Chlorine effektiver gewesen sein als bei den Laboruntersuchungen. Denn obwohl weniger Material in die vergifteten Fallen gesunken war und dieses erst nach einem Jahr gesplittet und bearbeitet wurde, waren noch 71% bei 47°N bzw. 85% bei 58°N nachweisbar. GIGUERE *et al.* (1989) fanden ähnliche Verlustraten bei ihren Experimenten mit durch Formalin fixiertem Zooplankton. Der in Lösung gegangene Anteil der organischen Substanz lag nach 6 Monaten zwischen 25% und 33%. Danach blieb der Gehalt der Plankter an organischer Substanz stabil.

Die Konservierung der Markerpigmente war mit durchschnittlich 50% nur gering. Dies könnte seinen Grund in der bei den Laborversuchen nachgewiesenen stereochemisch verändernden Wirkung von Formalin auf einige Carotinoide haben. In den Chromatogrammen der vergifteten Fallenproben aus den Driftexperimenten und besonders den Jahresverankerungen traten Peaks auf, die Umbauprodukte von Markercarotinoiden sein könnten, die mit der zur Verfügung stehenden Methode (Absorptions-Spektren) nicht identifiziert werden konnten. Könnte man diese zuordnen, würde sich die Wiederfindungsrate der entsprechenden Carotinoide erhöhen. Deshalb sind die später gezeigten, prozentualen Anteile der einzelnen Klassen in den Sinkstoffen, speziell der Jahresverankerungen, als Näherungswerte zu verstehen.

### 2.6.3 Der Lagrange'sche Ansatz

In allen in der vorliegenden Arbeit untersuchten Meeresgebieten wurden Prozeß-Studien durchgeführt. Eine Grundvoraussetzung dafür ist es, die Probennahme immer im selben Wasserkörper durchzuführen. Dies wurde durch den Einsatz von driftenden Bojen versucht, an denen Sinkstoff-Fallen angebracht waren. Das Schiff folgte diesen Systemen und jegliche Probennahme wurde in deren unmittelbarer Nähe gemacht. Als Kontrolle dienten hydrographische Schnitte und an den Driftern gemessene Profile, die zur Charakterisierung der jeweiligen Wassermassen dienten.

Die Analyse von Temperatur, Salzgehalt und Nährsalzkonzentrationen für das Gebiet bei 18°N zeigt, daß die Driftbojen den zunächst verfolgten Wasserkörper nach dem 1. April verlassen hatten und sich in einer Front befanden, die durch das Auftreten von intrusionsartigen Linsen des subtropischen Salzgehalt-Maximums mit unterschiedlicher biologischer Entwicklung gekennzeichnet war. (PODEWSKI *et al.* 1993, KOEVE *et al.* 1993). In diesem Gebiet konnte die Lagrange'sche Probennahme somit maximal in den ersten 6 Tagen des 11-tägigen Experimentes aufrechterhalten werden.

Im Gegensatz dazu schien das Driftexperiment bei 33°N erfolgreich in einem Wasserkörper stattgefunden zu haben. Die zeigen vor allem die hydrographischen Daten, die in den oberen 150 m über den gesamten Untersuchungszeitraum kaum Gradienten aufwiesen (ZEITZSCHEL *et al.* 1990).

Im Gebiet bei 47°N konnte durch hydrographische Messungen, kombiniert mit altimetrischen Satellitenmessungen (ROBINSON *et al.* 1993), ein Verlassen des ursprünglichen Wasserkörpers nachgewiesen werden. So bewegten sich die Sinkstoff-Fallen bis etwa zum 15. Mai 1989 in einem zyklonalen Wirbel um dann, nach dem Durchlaufen einer Frontregion, in einen anderen Wasserkörper zu driften. Im Bereich der Front waren Temperatur und Salzgehalt höher als im anfänglich untersuchten Wirbel, was sich aus der Dynamik des Wirbels erklären läßt. Im zentralen Bereich eines zyklonalen Wirbels steigt kälteres Wasser nach oben, am Rande tritt dagegen Konvergenz auf.

Während des Driftexperimentes bei 58°N zeigten die hydrographischen Daten keinen Wasserkörper-Wechsel an (ZEITZSCHEL *et al.* 1990).

### **3 ERGEBNISSE UND DISKUSSION DER FELDUNTERSUCHUNGEN**

#### **3.1 Hinweise zum Ergebnisteil**

In den folgenden Kapiteln werden die einzelnen Untersuchungsgebiete hauptsächlich durch die Verteilung und zeitlichen Veränderungen ihrer Pigmentmuster in Wassersäule, Sinkstoffen und Kotballen charakterisiert.

Die einzelnen Phytoplankton-Klassen mit ihren typischen Pigmenten sind in Abb. 13 dargestellt.

Die ursprünglichen Konzentrationen sind im Anhang in den Tabellen 16-29 zusammengefaßt.

Die vollständige Schreibweise der als Abkürzung geschriebenen Namen der Pigmente und Phytoplankton-Klassen sowie anderer Parameter sind der Tabelle 15 im Anhang zu entnehmen.

Zeichnungen sind der Übersichtlichkeit wegen jeweils am Ende eines Abschnittes zusammengefaßt.

Wie schon weiter oben erwähnt, erfolgte die Umrechnung der jeweiligen Mengen der Markerpigmente in Chlorophyll *a* - Äquivalente mit den in Tab. 9 aufgeführten Verhältnissen. Chlorophyllide *a*, Phaeophorbide *a* und Phaeophytine *a* wurden mit Hilfe des Verhältnisses ihrer Molekulargewichte zu dem von Chlorophyll *a* in Äquivalente von Chlorophyll *a* umgerechnet. Die Summe dieser vier Farbstoffe wird im folgenden als "*a*-Chlorine" bezeichnet. Als Populationszentrum einer Klasse (s.u.) wurde der Bereich angenommen, in dem die Konzentration des entsprechenden Markerpigmentes größer als 70% des an der jeweiligen Station gemessenen Maximalwertes war.

Zur Identifizierung der einzelnen Peaks in den Beispielchromatogrammen siehe Tab. 10.

Tab.10: Codierung und Vorkommen der Peaks in den Chromatogrammen (WS = Wassersäule; KB = Kotballen; FU = Falle unfixiert; FF = Falle fixiert; EXP = Experimente mit Formalin)

CODE	PIGMENT	WS	KB	FU	FF	EXP
1	Chlorophyll c3	+	+	+	+	-
2	Chlorophyllide a	+	+	+	+	-
3	Chlorophyll c1+2	+	+	+	+	+
4	Peridinin	+	+	+	+	+
5	19-Butanoyloxy-Fucoxanthin	+	+	+	+	-
6	Fucoxanthin	+	+	+	+	+
7	19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin	+	+	+	+	-
8	Prasinocanthin	+	+	+	+	-
9	Diadinoxanthin	+	+	+	+	+
10	Alloxanthin	+	+	+	+	-
11	Lutein / Zeaxanthin	+	-	+	+	-
12	Chlorophyll b	+	+	+	+	-
13	Chlorophyll a-Allomer	+	+	+	+	+
14	Chlorophyll a	+	+	+	+	+
15	Chlorophyll a-Epimer	-	-	+	+	+
16	α-Carotene	+	+	+	+	-
17	Phaeophorbid a1	+	+	+	+	+
18	Phaeophorbid a2	+	+	+	+	+
19	Phaeophorbid a3	+	+	+	+	+
20	Pyropheophorbid a	+	+	+	+	+
21	Phaeophorbid a4	+	+	+	+	+
22	Phaeophytin b	+	+	+	+	-
23	Phaeophytin a	+	+	+	+	-
24	Pyropheophytin a	+	+	+	+	-
a	evtl. Peridininol oder Chlorophyllide b	-	+	+	+	-
b	evtl. Phaeophorbid b	+	+	+	+	-
c	evtl. Peridininol, Fucoxanthinol, cis-Fuco.	-	+	+	+	-
d	evtl. Fucoxanthinol	-	+	+	+	-
e	evtl. Derivat Fucoxanthingruppe	-	+	+	+	-
f	evtl. Derivat Fucoxanthingruppe	+	+	+	+	-
g	evtl. Diatoxanthin	+	+	+	+	-
h	evtl. Astaxanthin	-	+	+	+	-
i	evtl. Ester von Astaxanthin	-	+	+	+	-
j	evtl. Ester von Astaxanthin	-	+	+	+	-
k	evtl. Ester von Astaxanthin	-	+	+	+	-
l	?	+	+	+	+	-
m	?	+	+	+	+	-
n	evtl. Echinon	+	+	+	+	-
o	?	-	+	+	+	-
p	?	-	+	+	+	-
q	?	-	+	+	+	-
r	?	-	-	-	-	+
s	evtl. Derivat von Fuco- oder Diadinoxanthin	-	-	-	-	+
t	evtl. Derivat von Fuco- oder Diadinoxanthin	-	-	-	-	+

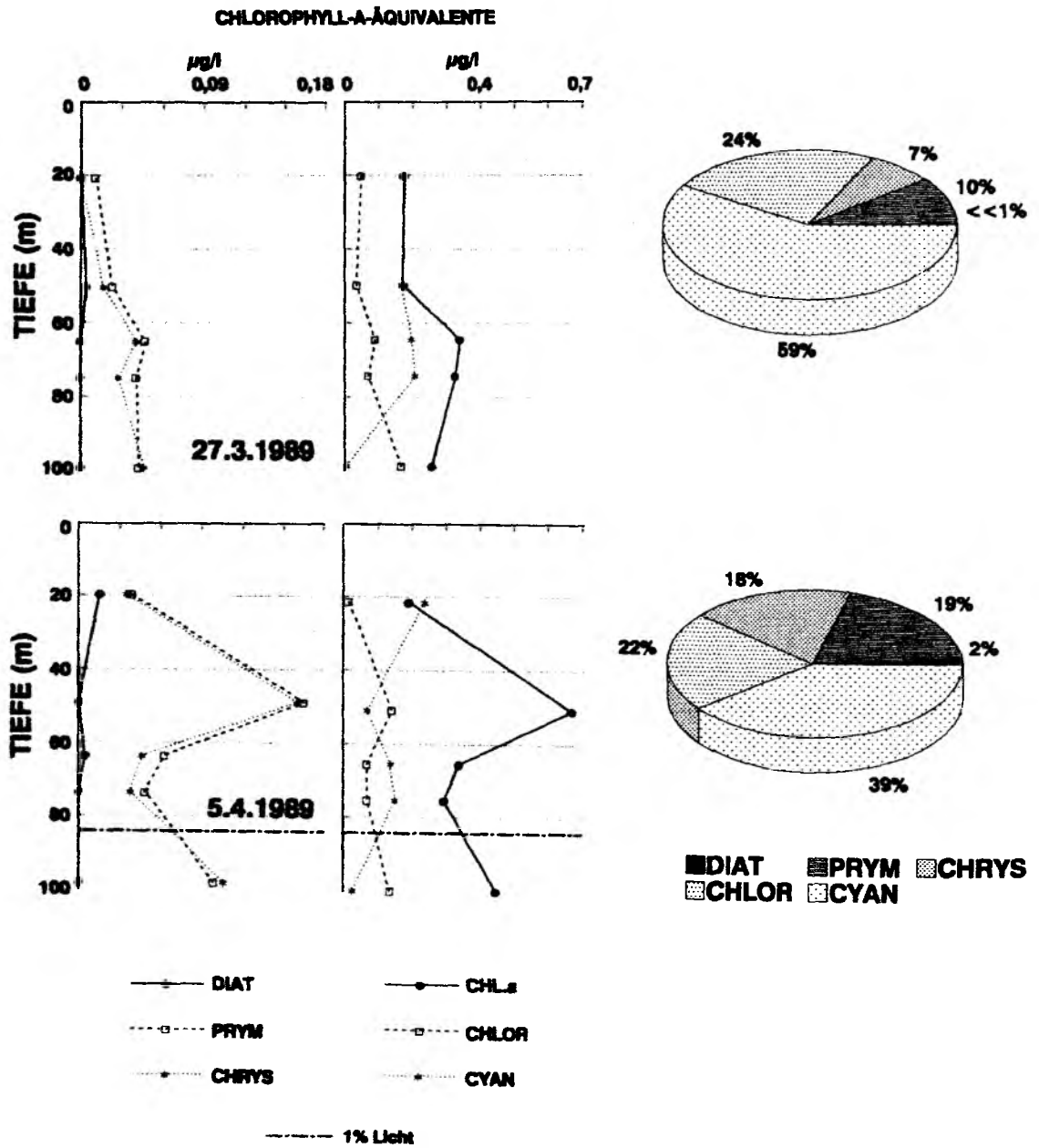
### 3.2 Tropisches Gebiet (18°N/30°W), Driftexperiment I (27. März - 6. April 1989)

#### 3.2.1 Wassersäulen

Die Chlorophyll *a*-Maxima lagen unterhalb von 45-50 m (Abb. 15). Der größere Teil des Chlorophylls war in den unteren Wasserschichten konzentriert. Am Anfang des Experimentes war die Maximal-Konzentration von Chlorophyll *a*  $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ , am Ende hatte sie sich nahezu verdoppelt ( $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$ ). Der Chlorophyll *a*-Gehalt der Wassersäule betrug am 27. März  $23,9 \text{ mg m}^{-2}$ , am 5. April  $37,9 \text{ mg m}^{-2}$ .

Den größten Beitrag zum Chlorophyll *a* der Phytoplankter leisteten die kleinsten Klassen: Cyanophyceae und Chlorophyceae. Zu Beginn des Driftexperimentes machten sie 83%, am Ende 61% aus. Der Rest verteilte sich auf Prymnesiophyceae und Chrysophyceae. Diatomeen waren so gut wie nicht vertreten (Abb. 15).

Die vertikale Verteilung der einzelnen Klassen zeigte Chlorophyceae mit ihren Maxima immer unterhalb der Cyanophyceae. Prymnesio- und Chrysophyceae hatten ihre Maxima dazwischen und zeigten eine ähnliche vertikale Verteilung wie Chlorophyll *a*. Anfangs war die Population der Phytoplankter bis 75 m, also auch der obere Teil des Chlorophyll-Maximums, von Cyanophyceae beherrscht (52-77%). Der untere Teil dieses Maximums bestand hauptsächlich aus Chlorophyceae (65%), hier waren keine Cyanophyceae nachzuweisen. Am Ende konnten zwei Chlorophyll-Maxima nachgewiesen werden, Cyanophyceae beherrschten immer noch die Wassersäule, aber im oberen Maximum dominierten nun Chryso- und Prymnesiophyceae mit zusammen 57%. und Chlorophyceae mit 28%. Im unteren Maximum war das Bild ähnlich, dazwischen aber waren Cyanophyceae wieder beherrschend.



**Abb. 15:** Vertikalprofile der Phytoplanktongruppen und Chlorophyll a am Anfang und am Ende von DEX I sowie prozentualer Anteil der Gruppen am Gesamtchlorophyll

### 3.2.2 Diskussion

Die zu Beginn des Driftexperimentes angetroffene Struktur der Wassersäule ähnelte der von HERBLAND und VOITURIEZ (1979) vorgeschlagenen "typischen tropischen Struktur". In der Wassersäule über der Haupt-Pyknokline (ca. 50-60 Meter tief, JOCHEM und ZEITZSCHEL 1993, was ungefähr der winterlichen Durchmischungstiefe entspricht, GLOVER und BREWER 1988) war Nitrat verbraucht, die Nitrakline lag bei 82 m (KOEVE *et al.* 1993). Das Tiefenmaximum von Chlorophyll *a*, das sowohl dem Biomasse- als auch Primärproduktions-Maximum entsprach, erstreckte sich von ca. 65 m bis in den Bereich der Nutrikline (JOCHEM und ZEITZSCHEL 1993). Die mit den Markerpigmenten ermittelte Zusammensetzung des Phytoplanktons (59% Cyano-, 24% Chloro-, 10% Prymnesio, 7% Chrysophyceae und Diatomeen < 1%) wies eine Dominanz des Piko-Planktons auf. Dies steht in Übereinstimmung mit den Analysen von JOCHEM und ZEITZSCHEL (1993), die zur Zählung des kleinen, autotrophen Planktons die Methode der Epi-Fluoreszenz-Mikroskopie benutzten. Die Anwesenheit geringer Mengen von Chrysophyceae (Silikoflagellaten), Prymnesiophyceae (Coccolithophoriden der Species *Emiliania huxleyi* und *Discosphaera* sp.) sowie Diatomeen wurde auch durch die von PASSOW und PEINERT (1993) angewandte Utermöhltechnik bestätigt.

Die zu Anfang des Driftexperimentes (27. März 1989) ermittelte vertikale Verteilung der Markerpigmente ergab folgendes Bild: Cyanophyceae beherrschten die gesamte nährsalzverarmte Schicht und den oberen Teil des Chlorophyll *a*-Maximums, Chlorophyceae dominierten im unteren Teil dieses Maximums. Prymnesio- und Chrysophyceae waren in der oberen euphotischen Zone sehr wenig vertreten, machten aber im unteren Teil des Maximums mehr als ein Drittel des Gesamtchlorophyll *a* aus. Ein fast identisches Bild fanden am 27. März 1982 GIESKES und KRAAY (1986a) nordwestlich der Kapverden bei 20°N/37°W, und ONDRUSEK *et al.* (1991) im tropischen Pazifik (Frühjahr 1985 bei 24°N/125°W), nur daß das Chlorophyll *a*-Maximum hier unterhalb von 100 m lag. Auch GLOVER *et al.* (1986) fanden Prymnesiophyceae im tiefen Chlorophyll *a*-Maximum des Nord-Atlantiks.

Lange Zeit wurde angenommen (RAYMONT 1980), daß Chlorophyll *b*-haltiges Phytoplankton nur in nährsalzreichen Küstengewässern wächst. Als erste fand JEFFREY (1976) mit der Methode der Dünnschicht-Chromatographie Chlorophyll *b* im zentralen Nord-Pazifik. Auch TAKAHASHI und HORI (1984) fanden grüne Pikoplankter (0,5-1 µm) im tiefen Chlorophyll-Maximum des pazifischen Ozeans und des südlichen Chinesischen Meeres. Ebenso waren in "marine snow" aus 1650 m solche Zellen (1,6 µm) sehr abundant (SILVER und ALLDREDGE 1981).

Nach dem 1. April hatten die driftenden Sinkstoff-Fallen den zunächst untersuchten Wasserkörper verlassen und es zeigte sich ein für die Biologie des Gebietes äußerst interessantes Phänomen. Subtropisches Salzgehalt-Maximum-Wasser hatte sich lateral in die relativ nährsalzreiche Pyknokline des Untersuchungsgebietes eingeschoben und die obere Schicht der Nitrakline angehoben (KOEVE *et al.* 1993). Dies transportierte  $> 0,5 \mu \text{Mol l}^{-1}$  Nitrat in die stärker lichtdurchfluteten Regionen der euphotischen Zone. Die Primärproduktion erhöhte sich um mehr als das Doppelte von im Mittel  $0,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$  vor dem Wasserkörperwechsel auf  $1,1 \text{ g C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$  (JOCHEM und ZEITZSCHEL 1993). Der mit den Markerpigmenten gemessene Beitrag des Nano-Phytoplanktons (Prymnesio- und Chrysophyceae) zum Gesamtchlorophyll der Wassersäule bis 100 m nahm von 17% auf 37% zu und derjenige des Pikoplanktons (Chloro- und Cyanophyceae) entsprechend ab. Ebenso wie bei der Nutrikline konnten auch für Chlorophyll *a* zwei Maxima nachgewiesen werden. War das Chlorophyll-Maximum zu Beginn bei ca. 65 m angetroffen worden, lag das obere Maximum nun bei 50 m, das untere bei 100 m. In 50 m stieg der Beitrag des Nano-Phytoplanktons zum Chlorophyll *a* von ca. 17% am Anfang des Driftexperimentes auf 58%, in 100 m von 35% auf 52%. Die durch die Zufuhr von Nitrat initialisierte "neue" Produktion -besonders im oberen Chlorophyll *a*-Maximum- war daher hauptsächlich auf das Wachstum der Prymnesio- und Chrysophyceae zurückzuführen. Dies bestätigend fanden PASSOW und PEINERT (1993) nach dem 1. April eine selektive Erhöhung der Abundanz der Coccolithophoriden sowohl in der Wassersäule als auch in den Sinkstoffen aus 120 und 324 m. Außerdem hatte sich der Gesamtgehalt der Wassersäule an mit HPLC ermitteltem Chlorophyll *a* von  $23,9 \text{ mg m}^{-2}$  auf  $37,9 \text{ mg m}^{-2}$  erhöht, was überwiegend durch die Zunahme der Konzentrationen in den beiden Teilen des Maximums bewirkt wurde.

### 3.3 Subtropisches Gebiet (33°N/21°W), Driftexperiment II (16. - 24. April 1989)

#### 3.3.1 Wassersäulen

Von den in Abb. 16 gezeigten Stationen gehören nur diejenigen vom 16., 19. und 22. April 1989 zum eigentlichen Driftexperiment. Die Station vom 13. April wurde hinzugenommen, da sie die gleiche geographische Position hat, an der 3 Tage später die driftenden Sinkstoff-Fallen ausgelegt wurden.

Zu Anfang lag das Chlorophyll *a*-Maximum ( $0,7 \mu \text{g l}^{-1}$ ) sehr oberflächennah in 15 m Tiefe und bestand zu 57% aus Diatomeen, 29% Prymnesio- und Chrysophyceae und 14% Chlorophyceae. Cyanophyceae konnten nur in 5 m festgestellt werden, wo sie 6% zum Chlorophyll beitrugen. Das Gesamt-Chlorophyll bis 100 m Tiefe ( $58,3 \text{ mg m}^{-2}$ ) wurde mit 55% ebenfalls von Diatomeen beherrscht, gefolgt von Prymnesio- (19%), Chryso (14%) und Chlorophyceae (12%).



Drei Tage später (16.4.1989) hatte sich das Chlorophyll-Maximum ( $0,9 \mu\text{g l}^{-1}$ ) auf 40-50 m verschoben, war aber immer noch mit 61% von Diatomeen dominiert. Prymnesio-, Chryso- und Chlorophyceae hatten ähnliche Anteile wie am 13. April. Etwas verändert hatte sich die floristische Zusammensetzung in den oberen 20 m: Cyanophyceae erhöhten ihren Beitrag zum Chlorophyll *a* auf Werte um 15% und konnten bis 30 m gemessen werden. Autotrophe Dinoflagellaten wurden erstmals nachgewiesen. Trotzdem blieb das Chlorophyll der gesamten Wassersäule ( $60,1 \text{ mg m}^{-2}$ ) immer noch mit 55% von Diatomeen beherrscht.

Weitere drei Tage später (19.4.1989) hatte sich die Situation erneut verändert: das Chlorophyll-Maximum ( $0,9 \mu\text{g l}^{-1}$ ) lag nun in 60 m Tiefe und war zu 35% von Chlorophyceae dominiert. Diatomeen hatten hier bis auf 26% abgenommen, Prymnesio- und Chrysophyceae trugen 18% bzw. 22% bei. Cyanophyceae waren nun die vorherrschende Klasse bis 30 m, wo sie 36% des Chlorophylls ausmachten. Sie konnten jetzt schon bis 40 m nachgewiesen werden. Unterhalb des Maximums (besonders in 100 m) dominierte nun statt der Diatomeen (15% anstelle von 55%) die Klasse der Chlorophyceae mit 34%, danach kamen Chryso- (30%) und Prymnesiophyceae (21%). Der Gesamtgehalt von Chlorophyll *a* der Wassersäule ( $54,7 \text{ mg m}^{-2}$ ) wurde zu 30% von Chloro-, 25% Bacillario-, 18% Chryso-, 16% Prymnesio- und 11% Cyanophyceae gebildet.

Am 22.4.1989, zwei Tage vor Ende des Experimentes, lag die Konzentration von Chlorophyll im Maximum (50 m) immer noch bei  $0,8 \mu\text{g l}^{-1}$ , der Gesamtgehalt der Wassersäule aber nur noch bei  $38,4 \text{ mg m}^{-2}$ . Daran hatten die Diatomeen einen Anteil von 35%, Chloro- und Chrysophyceae von 18%, Prymnesio- und Cyanophyceae 12% und 16%. Autotrophe Dinoflagellaten waren mit nur 1% vertreten. Vom vertikalen floristischen Aufbau her gesehen hatte sich die Phytoplankton-Population zu einem stark ausgeprägten, 2-schichtigen System entwickelt: in den oberen 20 Metern dominierten nun mit 50-52% die Cyanophyceae. Diatomeen stellten nur noch 21-24%, Prymnesio- und Chrysophyceae machten zusammen 15-18% und Chlorophyceae nur 8-9% von Chlorophyll *a* aus. Im oberen Teil des Chlorophyll *a*-Maximums (40 m) war die Population ausgewogen, je etwa ein Viertel entfiel auf Diatomeen, Prymnesio-, Chryso- und Chlorophyceae. Im Maximum selber und knapp darunter (50-65 m) überwogen jetzt Diatomeen (53-55%), darunter nahmen sie sehr schnell auf 22% in 100 m ab. Hier waren dann die Chlorophyceae mit 31% die relativ dominierende Klasse.

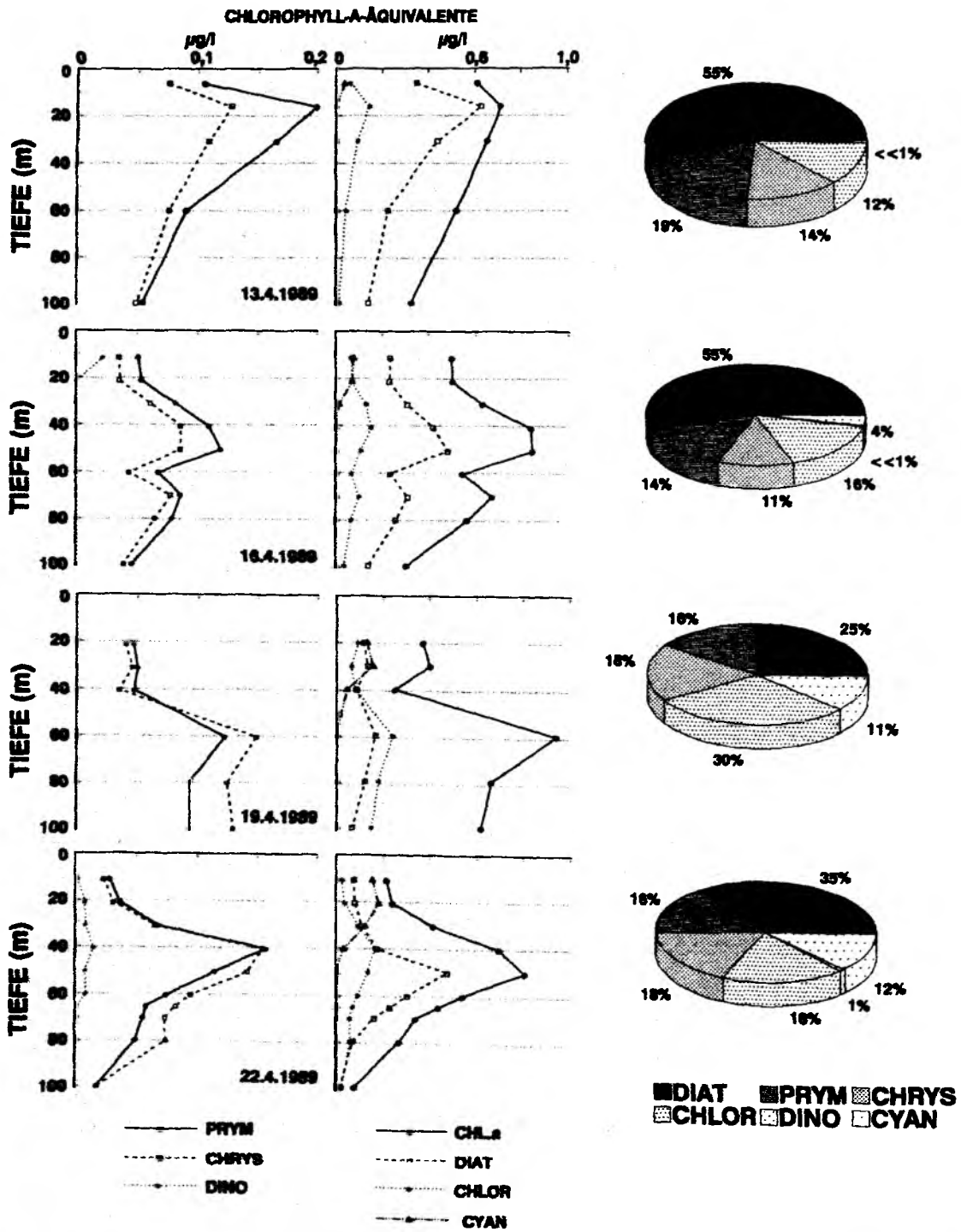


Abb. 16: Vertikalprofile der Phytoplankton-Gruppen und Chlorophyll a während DEX II sowie prozentualer Anteil der Gruppen am Gesamtchlorophyll

### 3.3.2 Diskussion

Dieses in den Roßbreiten gelegene Gebiet zeichnete sich durch eine Hauptsprungschicht zwischen 150 und 200 m aus, was etwa der winterlichen Durchmischungstiefe entspricht (ZEITZSCHEL *et al.* 1990, GLOVER und BREWER 1988). Darüber war die Wassersäule relativ schwach geschichtet. Die durchmischte Schicht reichte bis etwa 20 m, die euphotische Zone (1%-Licht-Tiefe) bis in Tiefen zwischen 60 und 90 m (PASSOW und PEINERT 1993). Von Nitrat und Silikat (Winterwerte 3 bzw. 2  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ , GLOVER und BREWER 1988) war in der euphotischen Zone nur Nitrat in Konzentrationen zwischen 0,1 und 0,7  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  nachzuweisen (JOCHEM und ZEITZSCHEL 1993). Die Analyse der Sinkstoff-Fallen-Daten von HONJO und MANGANINI (1993) zeigten einen erhöhten Partikelfluß in 1000 m Tiefe zwischen dem 13. und 20. April 1989. Der größte Teil der "neuen", exportierbaren Produktion war also kurz vor dem Eintreffen von METEOR abgesunken.

Obwohl das untersuchte Gebiet während des 9-tägigen Driftexperimentes nach den ozeanographischen Daten kaum zeitliche hydrographische Gradienten aufzeigte (ZEITZSCHEL *et al.* 1990), gestalteten sich Nährsalz-Situation und Populations-Zusammensetzung des Phytoplanktons variabel. An der ersten Station des Experimentes (16. April 1989) war die Wassersäule bis 40 m nährsalzverbraucht, darunter lag die Nitrat-Konzentration bei 0,1  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ . Trotz nicht nachweisbarem Silikat war die Population noch zu 55% von Diatomeen (Fucoxanthin) dominiert. Eine fast identische Situation war 3 Tage vorher angetroffen worden, nur lag das Chlorophyll-Maximum nun statt in 15 m in 40-50 m Tiefe.

Am 19. April konnte ein Einschub von etwas nitratreicherem Wasser in die euphotische Zone registriert werden, sodaß die Konzentrationen schon ab 10 m zwischen 0,1 und 0,3  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  lagen. Zu einer meßbaren Erhöhung der Chlorophyll-Konzentrationen kam es dabei hauptsächlich im unteren Bereich der euphotischen Zone - zwischen 60 und 100 m. Dieses erhöhte Angebot an Nitrat wurde aber nicht von Diatomeen ausgenutzt. Sie hatten ihren Beitrag zum Gesamt-Chlorophyll in dieser Tiefenstufe von durchschnittlich 56% auf 21% verringert. Zugenommen hatten dagegen Chlorophyceae (von 15% auf 35%) und Prymnesio- und Chrysophyceae (von 29% auf 44%). Gleichzeitig hatten Cyanophyceae ihren Beitrag in den oberen 30 m von 15% auf 34% erhöht. Einen ähnlichen Trend konnten JOCHEM und ZEITZSCHEL (1993) für den Anteil der verschiedenen Größenklassen an der Primärproduktion feststellen: am 16. April wurde diese noch überwiegend von Mikro-Plankton (Diatomeen) gestaltet, am 19. April dagegen hauptsächlich von Pikoplankton (Pikoeukaryonten und Cyanophyceae).

Drei Tage später (22. April) war die euphotische Zone bis 60 m nitratverbraucht, darunter stiegen die Konzentrationen dieses Nährsalzes rasch auf 0,6  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  in 80 m Tiefe an. Diese Anreicherung von Nitrat in den unteren Schichten der euphotischen Zone wurde diesmal fast ausschließlich von den Diatomeen ausgenutzt: während sie oberhalb von 50 m und unterhalb

von 80 m ihren Beitrag zu Chlorophyll *a* beibehielten (25 bzw. 28%), erhöhten sie diesen Beitrag zwischen 50 und 80 m von 25% auf 54%. Knapp über diesem Diatomeen-Maximum, in 40 m Tiefe, hatten Chryso- und Prymnesiophyceae ihren Anteil von 26% auf 45% erhöht. Gegenüber dem 19. April stellten auch JOCHEM und ZEITZSCHEL (1993) einen höheren Beitrag des Mikroplanktons (Diatomeen) an der Primärproduktion fest.

Die beschriebene, nicht kontinuierliche Sukzession der Klassen bezog sich allerdings nur auf den Grenzbereich zwischen nährsalz- und lichtlimitierter euphotischer Zone. Sowohl darüber, als auch darunter gestaltete sich die Abfolge der Klassen relativ geradlinig. Im oberen, euphotischen, aber oligotrophen Bereich (bis etwa 30 m) dominierten zunächst mit > 50% die Diatomeen das vorhandene Chlorophyll *a*. Danach nahmen sie kontinuierlich auf Werte um 20% ab. Gleichzeitig erhöhten Cyanophyceae ihren Beitrag, ebenfalls kontinuierlich, von 6 auf bis zu 52%. Diese Verschiebung der Dominanzen ging allerdings mit einer Verminderung der Konzentrationen von Chlorophyll *a* um etwa den Faktor 3 einher. Im unteren, oligophotischen aber eutrophen Bereich der euphotischen Zone ab 80 m wurden die zunächst mit 55% dominierenden Diatomeen kontinuierlich von Chlorophyceae (von 14% auf 27%) und Prymnesio- und Chrysophyceae (von 31% auf 48%) ersetzt. Mikroskopische Untersuchungen der Sinkstoffe aus 100 und 300 m zeigten ein selektives Absinken von Diatomeen (PASSOW und PEINERT 1993).

### 3.4 Boreales Gebiet bei 47°N/20°W

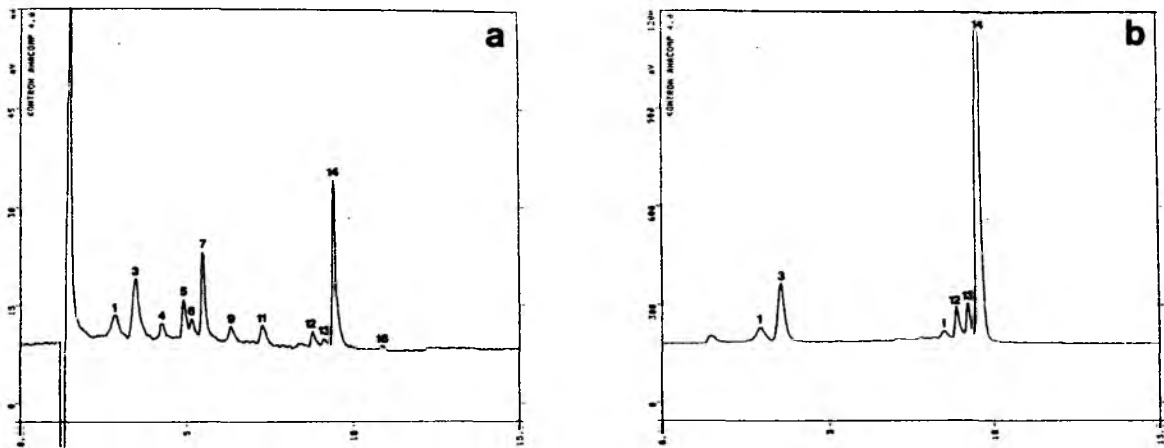
#### 3.4.1 POSEIDON 149 (7.-11. August 1988)

##### 3.4.1.1 Wassersäule

In der gesamten euphotischen Zone lagen die Konzentrationen von Silikat und Nitrat an der Nachweisgrenze (Abb. 18). Die Nutrikline befand sich bei ca. 50 m.

Während der Untersuchung lag das Chlorophyll *a* - Maximum mit nur  $0,6 \mu\text{g l}^{-1}$  in 30 m bis 40 m Tiefe (Abb. 18). Der Gesamtgehalt der Wassersäule (bis 150 m) an Chlorophyll *a* war  $28,6 \text{ mg m}^{-2}$ . Die Primärproduktion hatte mit  $17,8 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  ihr Maximum in 10 m Tiefe und erreichte in der gesamten Wassersäule  $540 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Die Oberflächentemperatur betrug  $15,6^\circ\text{C}$  und die durchmischte Schicht reichte bis etwa 40 m. Darunter folgte eine stark ausgeprägte Thermokline mit einem Temperaturgradienten von ca.  $0,15^\circ\text{C m}^{-1}$ . An klassenspezifischen Pigmenten konnten diejenigen der Dino-, Chryso-, Prymnesio- Chloro- und der Bacillariophyceae nachgewiesen werden (Abb. 17).

Die Maxima aller dieser Klassen befanden sich zwischen 30 m und 40 m Tiefe, nur das der Bacillariophyceae lag bei 50 m, und damit unterhalb der 1% - Lichttiefe, die bei 40-50 m erreicht war (Abb. 18).



**Abb. 17:** Beispiel-Chromatogramm aus der Wassersäule in 30 m (10.8.1988), a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

Die Gruppe der Chlorophyceae stellte mit 38% den Hauptanteil des Chlorophyll *a*, gefolgt von Prymnesio- und Chrysophyceae mit jeweils 23%; Dinophyceae trugen 13%, Bacillariophyceae nur 3% bei (Abb. 18). Im Chlorophyll-Maximum dominierten mit 34% ebenfalls Chlorophyceae, Prymnesio- und Chrysophyceae trugen dort je 25%, Dinophyceae 16% bei. Diese kamen auch nur bis 40 m vor. Unter dem Maximum, in der Nutrikline, verstärkten die Chlorophyceae ihren Anteil auf 53%. Hier hatten auch die Diatomeen mit 17% ihren höchsten Beitrag zum Chlorophyll.

Das Profil der Phaeophorbide als Indiz für die Verteilung der Freßaktivität des Meso- und Makrozooplanktons (s.u.) verlief nicht parallel zu dem von Chlorophyll *a* (Abb. 18). Die höchsten Konzentrationen fanden sich in den oberen 20 m. In Abb. 18 ist als Maß für den Freßdruck des Meso- und Makrozooplanktons das Verhältnis der Phaeophorbide zu Chlorophyll *a* dargestellt. Demnach war der Freßdruck in der oberen Wasserschicht am höchsten.

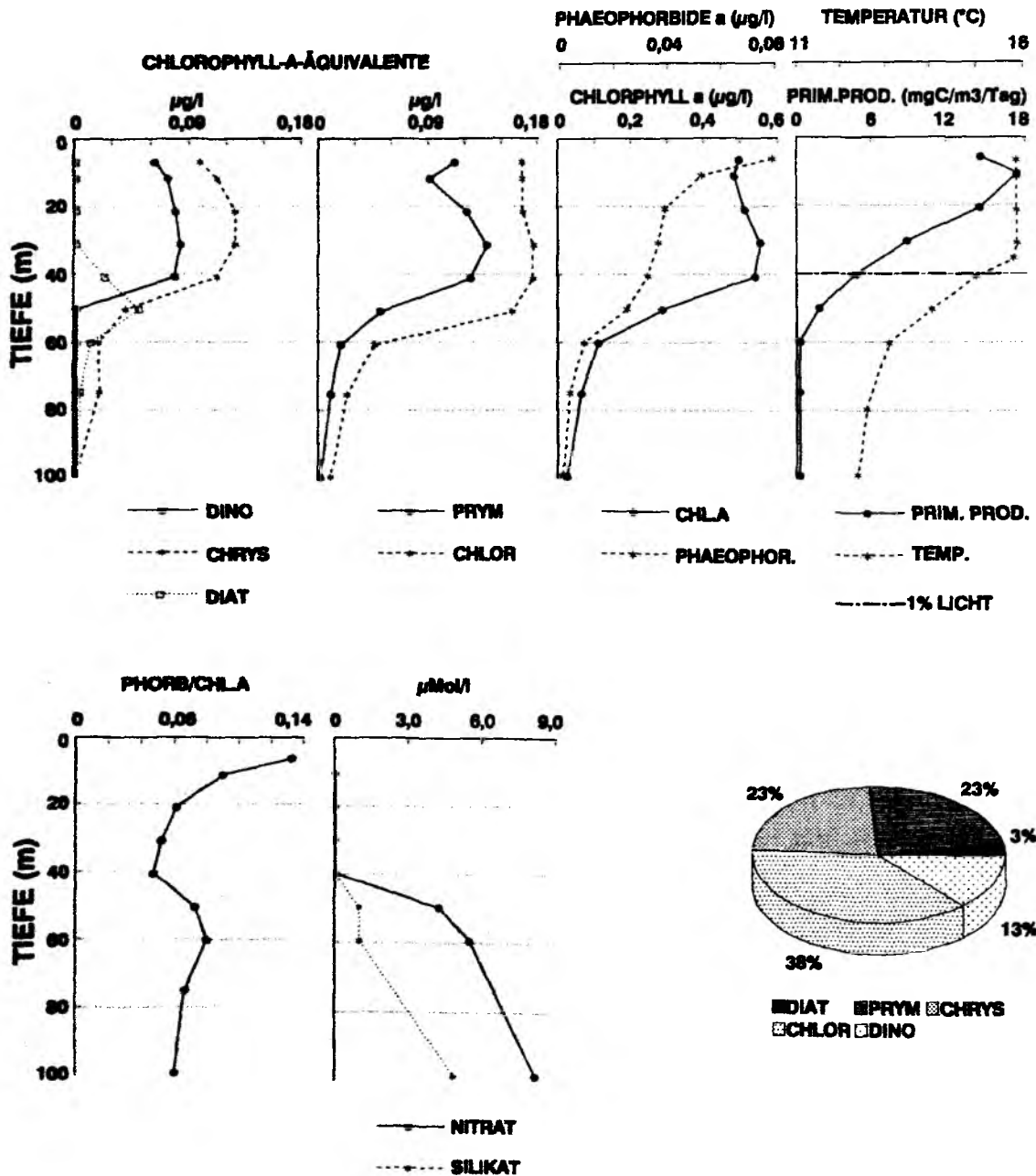


Abb. 18: Vertikalprofile der Phytoplankton-Gruppen, von Chlorophyll a, Phaeophorbiden a, Primärproduktion, Temperatur und Freßdruck, sowie prozentualer Anteil der Gruppen am Gesamtchlorophyll im August 1988 bei 47°N/20°W

### 3.4.1.2 Vertikaler Fluß

Am 9.8.1988 wurde eine Sinkstoff-Falle ausgelegt, die für 52 Stunden in 150 m Tiefe driftete und deren Sammelbehälter mit Formalin (2%) versetzt war. Der damit gemessene Verlust an Chlorophyll *a* aus der Wassersäule betrug mit  $2,1 \mu\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$  nur  $7 \cdot 10^{-3}\%$  des Gesamt-Chlorophyll *a* in der Wassersäule über der Falle. Wie aus Abb. 19 ersichtlich, sanken von den *a*-Chlorinen 26% als Chlorophyll *a*, 27% als Phaeophorbide *a* und 47% als Phaeophytine *a* ab.

An gruppenspezifischen Pigmenten konnte nur Chlorophyll *b* (in diesem Fall für Chlorophyceae, da andere dieses Pigment tragende Gruppen nicht in der Wassersäule gemessen werden konnten) nachgewiesen werden. Da aber auch - die relativ unspezifischen - Pigmente Chlorophyll *c1+2* und Diadinoxanthin gemessen werden konnten, waren auch Phytoplankter mindestens einer der diese Pigmente besitzenden Gruppen (Dino-, Bacillario-, Chryso- und Prymnesiophyceae) am Vertikal-Fluß beteiligt.

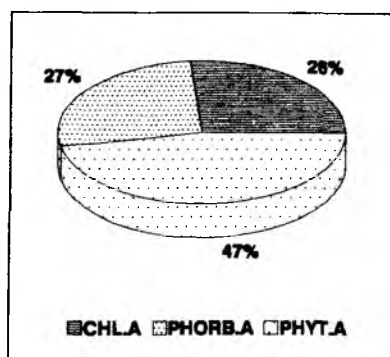


Abb. 19: Prozentualer Anteil von Chlorophyll *a* und seinen Derivaten in der Sinkstoff-Falle vom August 1988

### 3.4.2 Driftexperiment III (8.-20. Mai 1989)

#### 3.4.2.1 Wassersäulen

##### Hydrographie

Die am 8. Mai ausgesetzten, driftenden Sinkstoff-Fallen, beschrieben zunächst einen zyklonalen Halbkreis (Abb. 20), um nach dem 16. Mai in antizyklonaler Richtung zu treiben. Insgesamt betrug die gesamte Driftstrecke etwa 150 km. Die Wassertemperatur an der Oberfläche erhöhte sich im Laufe des Experimentes von  $13^\circ\text{C}$  auf  $13,8^\circ\text{C}$  (Abb. 23). Die saisonale Thermokline lag zu Anfang zwischen 15 m und 25 m und senkte sich bis zum Ende kontinuierlich auf Tiefen zwischen 40 m und 50 m ab (Abb. 24a). Nur am letzten Tag - dem 20. Mai - war keine klare Thermokline mehr zu beobachten. Dies kann möglicherweise eine Auswirkung des Sturmes gewesen sein, der vom 19. auf den 20. Mai das Gebiet durchzogen hatte.

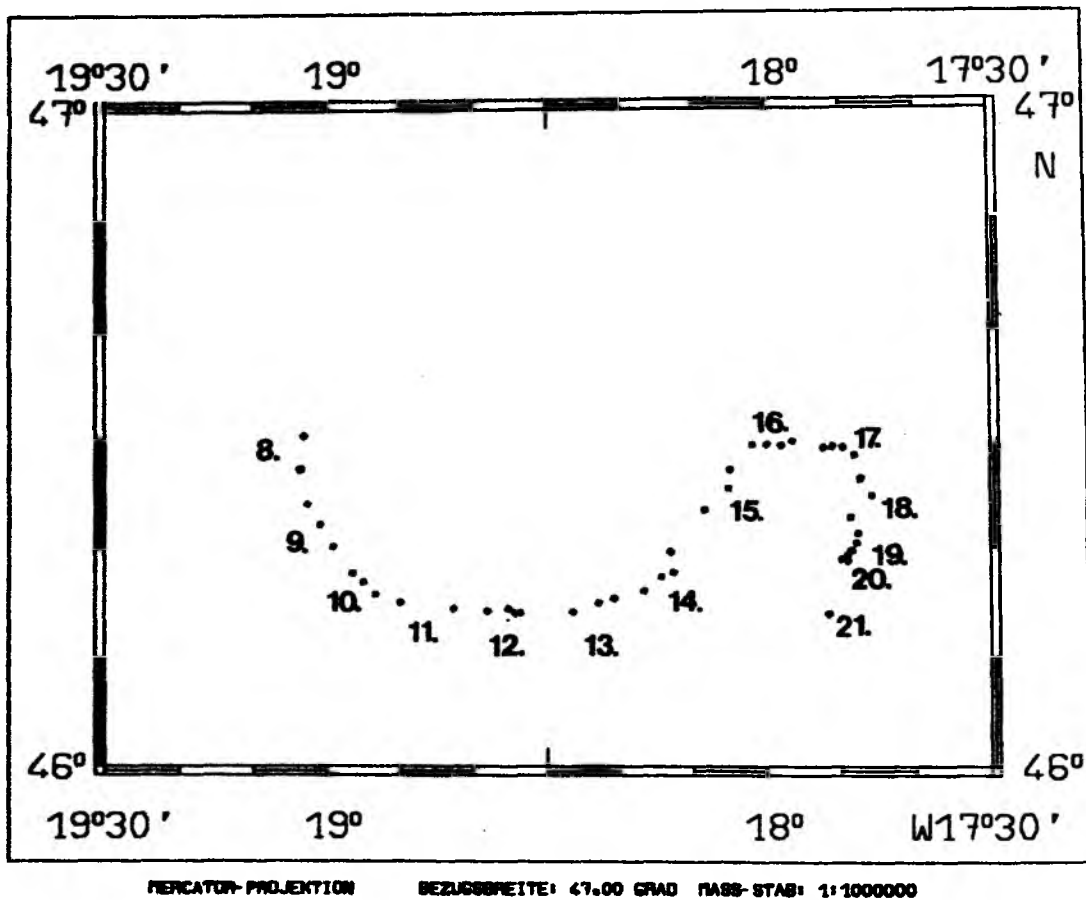


Abb. 20: Driftbahn des Langzeitdrifters bei 47°N

#### Nährsalze

Die Oberflächenwerte von Nitrat und Silikat verringerten sich von 3,4 auf 0,6  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  bzw. von 0,7 auf 0,4  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  (Abb. 23). In den oberen Schichten der euphotischen Zone waren die Konzentrationen von Silikat vom 9. bis zum 15. Mai an der Nachweisgrenze (Abb. 24b, c). Dagegen stieg der Gehalt von Ammonium bis zum 15. Mai kontinuierlich an. Nach einer Übergangsphase bis zum 18. Mai erreichte er dann maximale Werte von 2,2  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  (Abb. 24d).



## Biologische Parameter

Am Anfang dieses 13-tägigen Experimentes zeichnete sich die Wassersäule durch einen Fluoreszenzpeak in ca. 30 m aus. Hier lag die Chlorophyll *a* - Konzentration bei  $2,2 \mu\text{g l}^{-1}$  (Abb. 23). Am Ende lag der Fluoreszenzpeak bei 5 m Tiefe und die Chlorophyll *a* - Konzentration bei  $1,9 \mu\text{g l}^{-1}$ . Der zeitliche Verlauf der Konzentration von Chlorophyll *a* (Abb. 22) zeigte eine starke Abnahme während der Änderung der Driftrichtung der Sinkstoff-Fallen, mit einem Minimum am 16. Mai. Danach stieg der Chlorophyll *a* - Gehalt der Wassersäule erneut leicht an. Ein Chlorophyll *a*-Maximum in der Tiefe war nur bis zum 13. Mai zu beobachten. Nach diesem Zeitpunkt lagen die höchsten Konzentrationen in unmittelbarer Nähe der Oberfläche (Abb. 23). Inwieweit dies eine kontinuierliche Entwicklung darstellt, wird weiter unten diskutiert.

Die vertikalen Maxima der Primärproduktion lagen bis zum 15. Mai bei 10 m (Abb. 27), also zwischen 10 und 35 m über dem jeweiligen Chlorophyll-Maximum, danach bei 5 m, und damit innerhalb des Chlorophyll-Maximums, das sich stark nach oben verschoben hatte. Die Gesamtprimärproduktion in der Wassersäule zeigte nach einer anfänglichen Zunahme bis  $997 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  einen Rückgang bis zu einem Minimum von  $371 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  am 15. Mai. Danach stieg sie wieder relativ abrupt auf Werte um  $750 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  an. Am letzten Tag, dem 20. Mai, erreichte die Primärproduktion mit  $365 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  den für das gesamte Driftexperiment niedrigsten Wert (Abb. 25a).

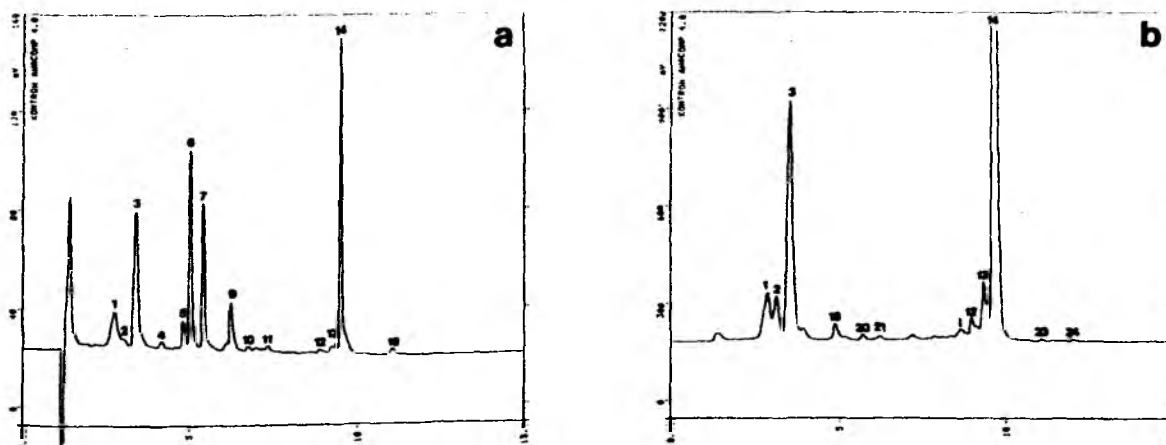


Abb. 21: Beispiel-Chromatogramm aus der Wassersäule in 5 m (8.5.1989), a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

Als Markerpigmente (Abb. 21) konnten Fucoxanthin, 19-Hexanoyloxy- und 19-Butanoyloxy-Fucoxanthin, Chlorophyll *c3*, Peridinin, Alloxanthin und Chlorophyll *b* nachgewiesen werden.

Das Maximum von Fucoxanthin (Diatomeen) verschob sich von 25 m ( $1,3 \mu\text{g l}^{-1}$ ) auf 45 m mit nur noch  $0,2 \mu\text{g l}^{-1}$  (Abb. 23). Im Gegensatz dazu blieb das Maximum von 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin (Prymnesiophyceae) bei 5 m, wobei sich die Anfangskonzentration von  $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$  auf  $1,1 \mu\text{g l}^{-1}$  erhöhte.

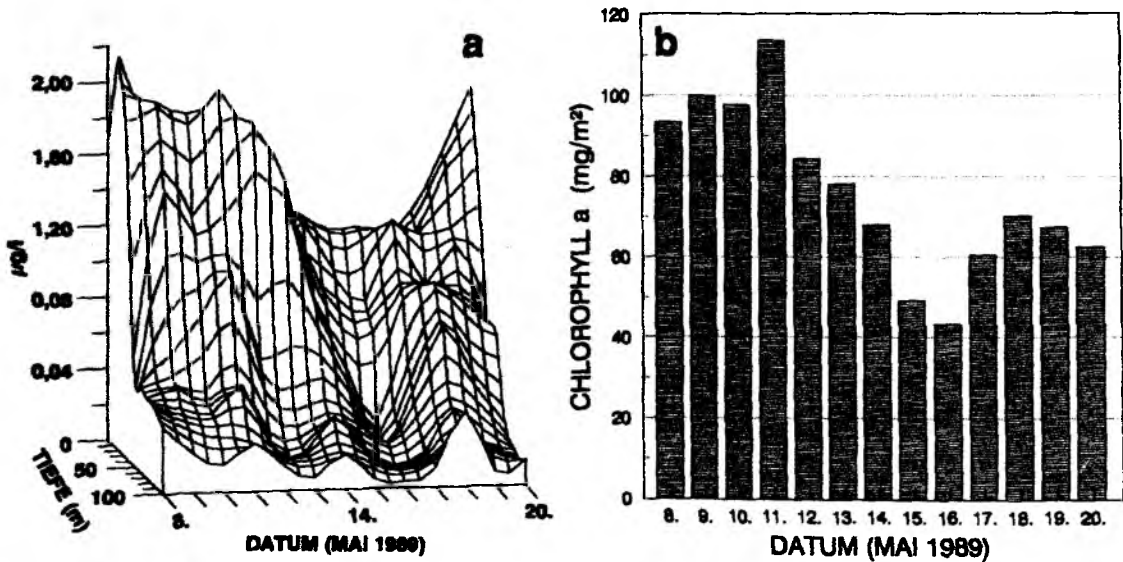


Abb. 22: Chlorophyll *a* während DEX III. a: Verlauf der vertikalen Verteilung, b: integriert bis 80 m

Wie während einer Frühjahrsblüte zu erwarten, stammten zunächst bis zu 80% des bis zur Driftertiefe (80 m) integrierten Chlorophyll *a* von den Diatomeen (Abb. 25b). Während der antizyklonalen Driftphase verringerte sich der Anteil der Diatomeen, um am Ende des Driftexperiments nur noch 25% zu betragen. Gleichzeitig erhöhte sich der Beitrag der Prymnesiophyceae, die am Ende mit 45% die dominierende Gruppe darstellten. Während die Chrysophyceae ihre relative Biomasse beibehielten, erhöhten die Chlorophyceae ihren Anteil um das Doppelte und die Dinophyceae um das Fünffache. Die Cryptophyceae spielten nur eine untergeordnete Rolle.

Eine differenziertere Betrachtung der Populations-Entwicklung erlaubt Abb. 29. Hier ist die Zusammensetzung der Taxa in den jeweiligen Chlorophyll-Maxima dargestellt. Bis zum 13. Mai verlagerte sich dieses Maximum von 20 m auf 45 m und war bis zu 85% von Diatomeen dominiert. Danach lag das Maximum oberhalb von 20 m und war von Prymnesiophyceae dominiert. Diese erhöhten ihren Anteil an Chlorophyll *a* von 50% am 14. auf 70% am 20. Mai.

Während die anderen Klassen gegenüber der Zeit vor dem 14. Mai etwa gleichen Anteil behielten, waren die vorher kaum nachzuweisenden autotrophen Dinoflagellaten nun bis zu 12% am Chlorophyll-Maximum beteiligt.

In Abbildung 26 und 27 sind die Populationszentren (Definition siehe oben) der einzelnen Klassen, ihre Konzentrationsmaxima und ausgewählte Isolumen dargestellt (diese wurden aus den Meßwerten der LiCor - Sonde errechnet).

Es ist ein stockwerkartiger Aufbau der Phytoplanktongemeinschaft ersichtlich. In den oberen Wasserschichten wuchsen Prymnesio - und Dinophyceae, darunter folgten Chryso - und Chlorophyceae (deren Zentren allerdings nicht so eng begrenzt waren), und im untersten Bereich fanden sich die Diatomeen, deren Maximum sich in der zeitlichen Entwicklung immer weiter nach unten verlagerte.

Betrachtet man die zeitliche Entwicklung der Menge der Phaeophorbide *a* (Abb. 28), zeigte sich eine vertikale Verschiebung der Konzentrations-Maxima relativ zur Lage der Chlorophyll *a*-Maxima. Bis zum 13. Mai lagen die Peaks der Phaeophorbide innerhalb der Chlorophyll *a* - Maxima, danach bis zu 45 m tiefer.

Auffällig war in diesem Zusammenhang die bis auf drei Fälle identische Lage der Maxima der Diatomeen mit den Maxima der Phaeophorbide (vergl. Abb. 27 und Abb. 30b). Da Phaeophorbide fast ausschließlich bei der Verdauung von Chlorophyll durch Meso- und Makrozooplankton entstehen, könnte dies eine Bevorzugung von Diatomeen als Futter für diese Zooplankton - Fraktion bedeuten.

Das Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu intaktem Chlorophyll *a* kann als Maß für den Freßdruck auf eine Phytoplankton-Population benutzt werden. In Abb. 30a ist die zeitliche Veränderung dieses Verhältnisses dargestellt. Bis zum 16. Mai erhöhte sich der Druck des Grazings durch das Meso- und Makrozooplankton auf die Phytoplankter um das Doppelte, danach nahm er sehr abrupt ab und blieb dann auf einem relativ niedrigen Niveau.

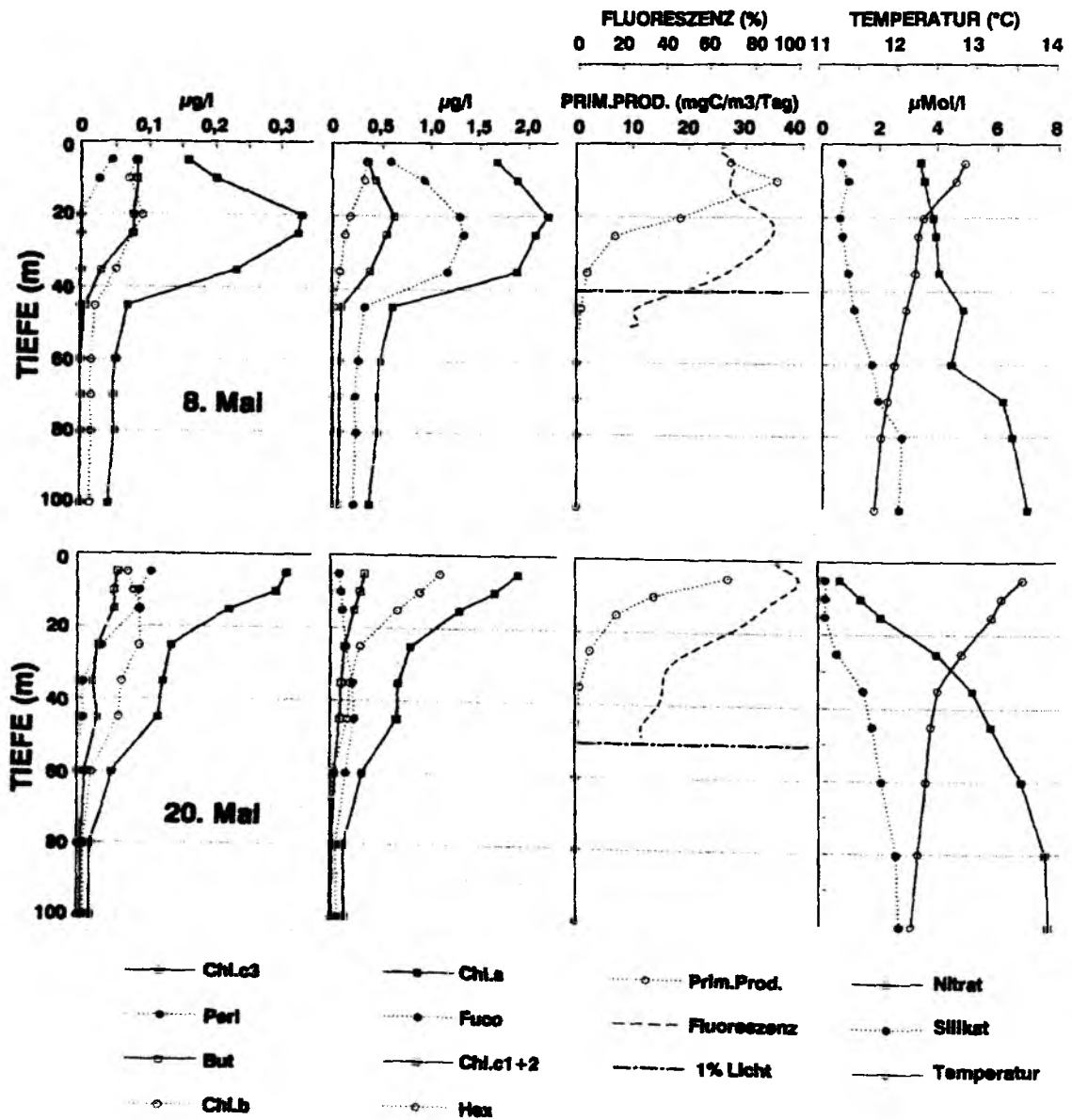


Abb. 23: Vertikalprofile der Markerpigmente, von Chlorophyll a, Fluoreszenz, Primärproduktion, Temperatur und Nährsalzen am Anfang und am Ende von DEX III (Primärproduktion: STIENEN, unveröffentlichte Daten)

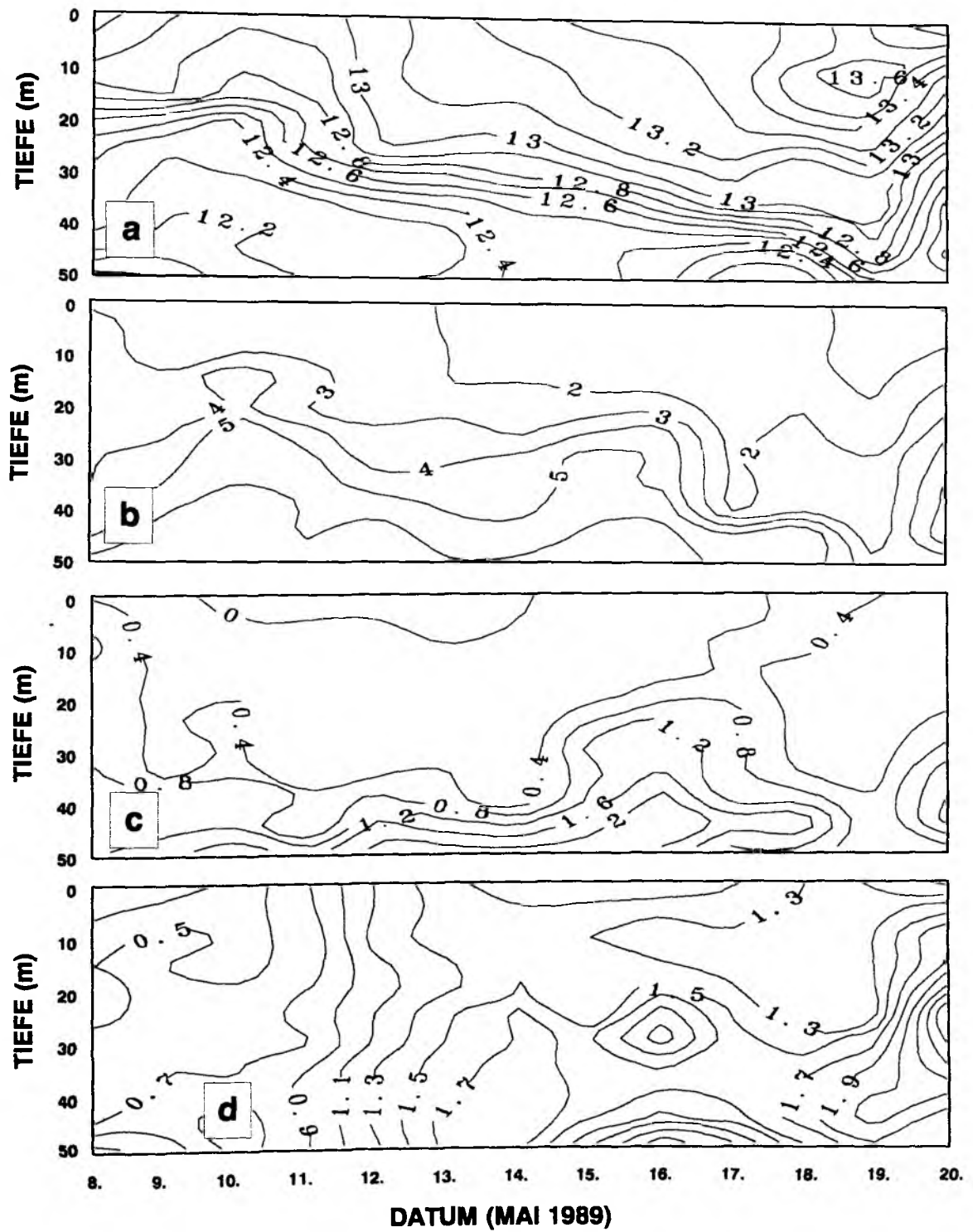


Abb. 24: Isoplethen für a: Temperatur, b: Nitrat, c: Silikat, d: Ammonium während DEX III (Daten von DECKERS 1991)

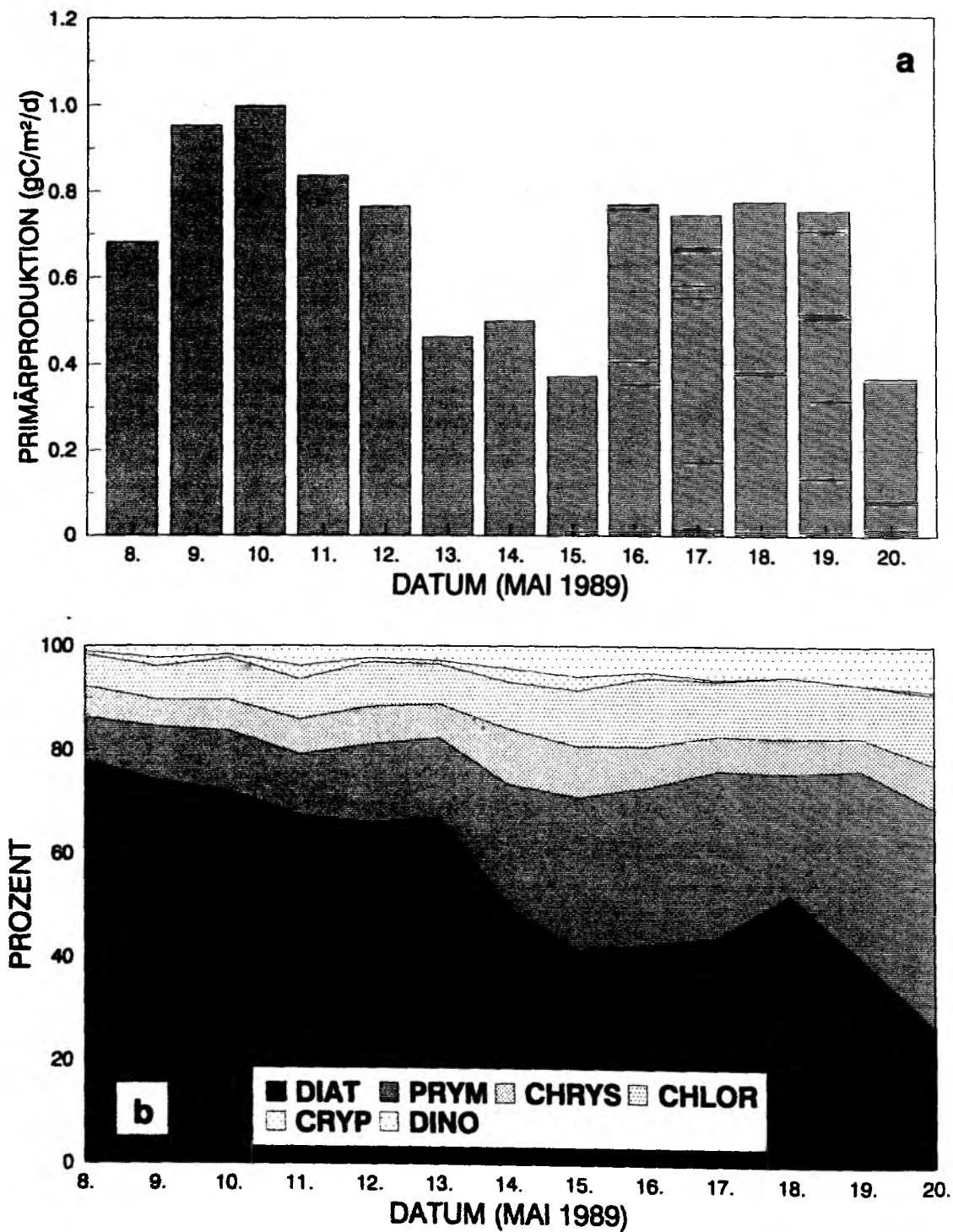


Abb. 25: a: Die Primärproduktion (nach ZEITZSCHEL et al. 1990), b: Prozentualer Anteil der einzelnen Phytoplanktongruppen am Gesamtchlorophyll während DEX III

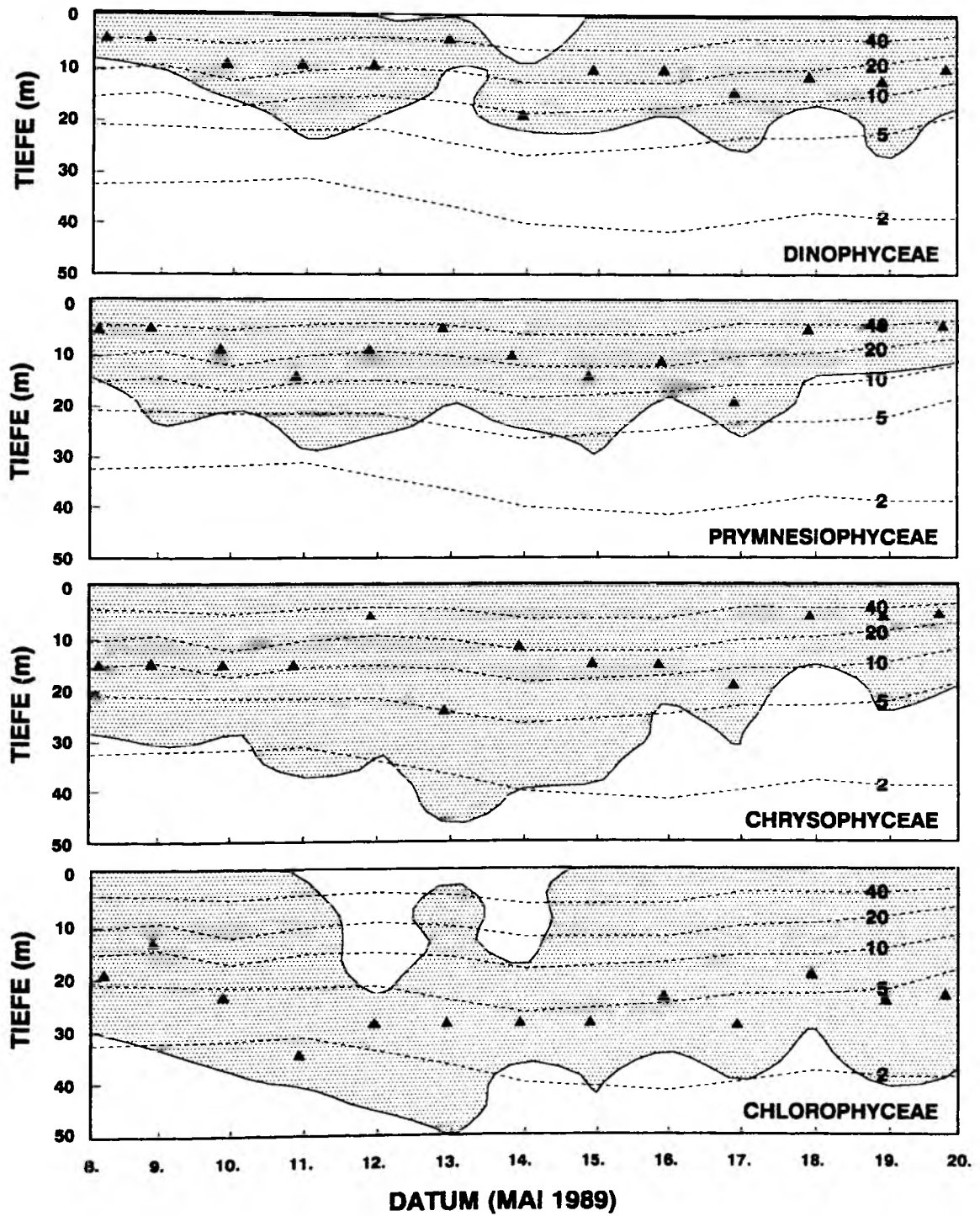


Abb. 26: Vertikale Populationszentren der einzelnen Gruppen.

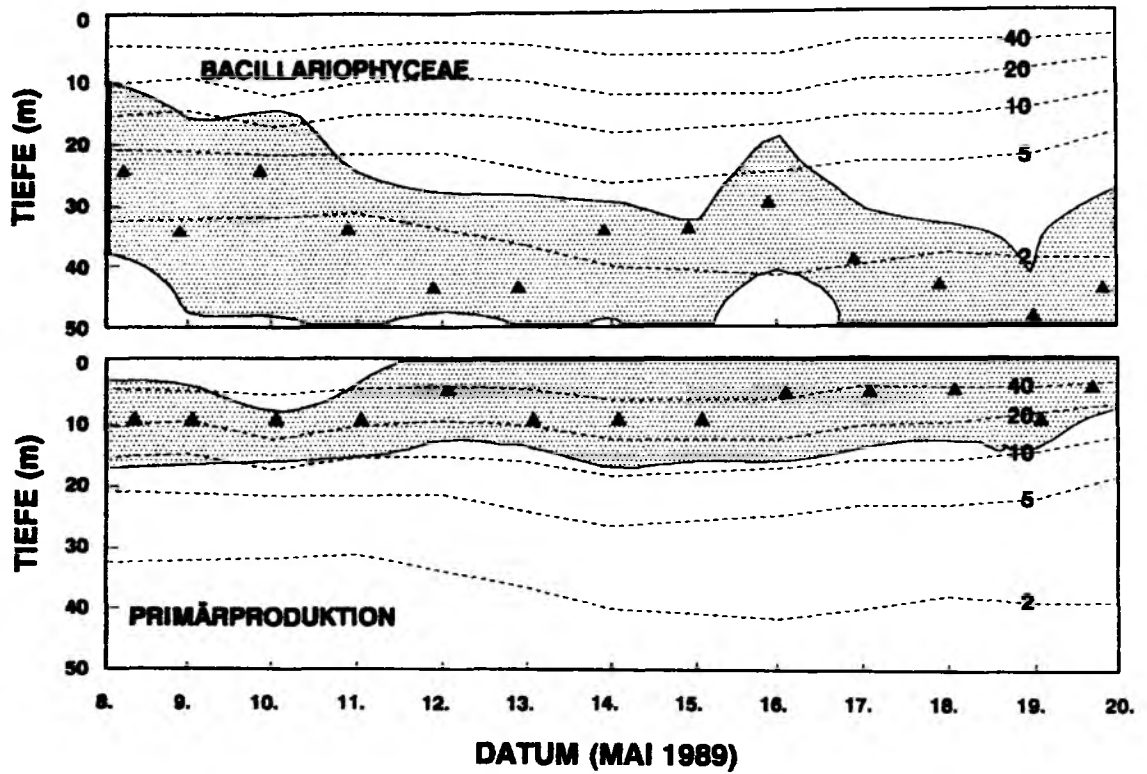


Abb. 27: Vertikale Populationszentren der einzelnen Gruppen und Zentren der Primärproduktion.



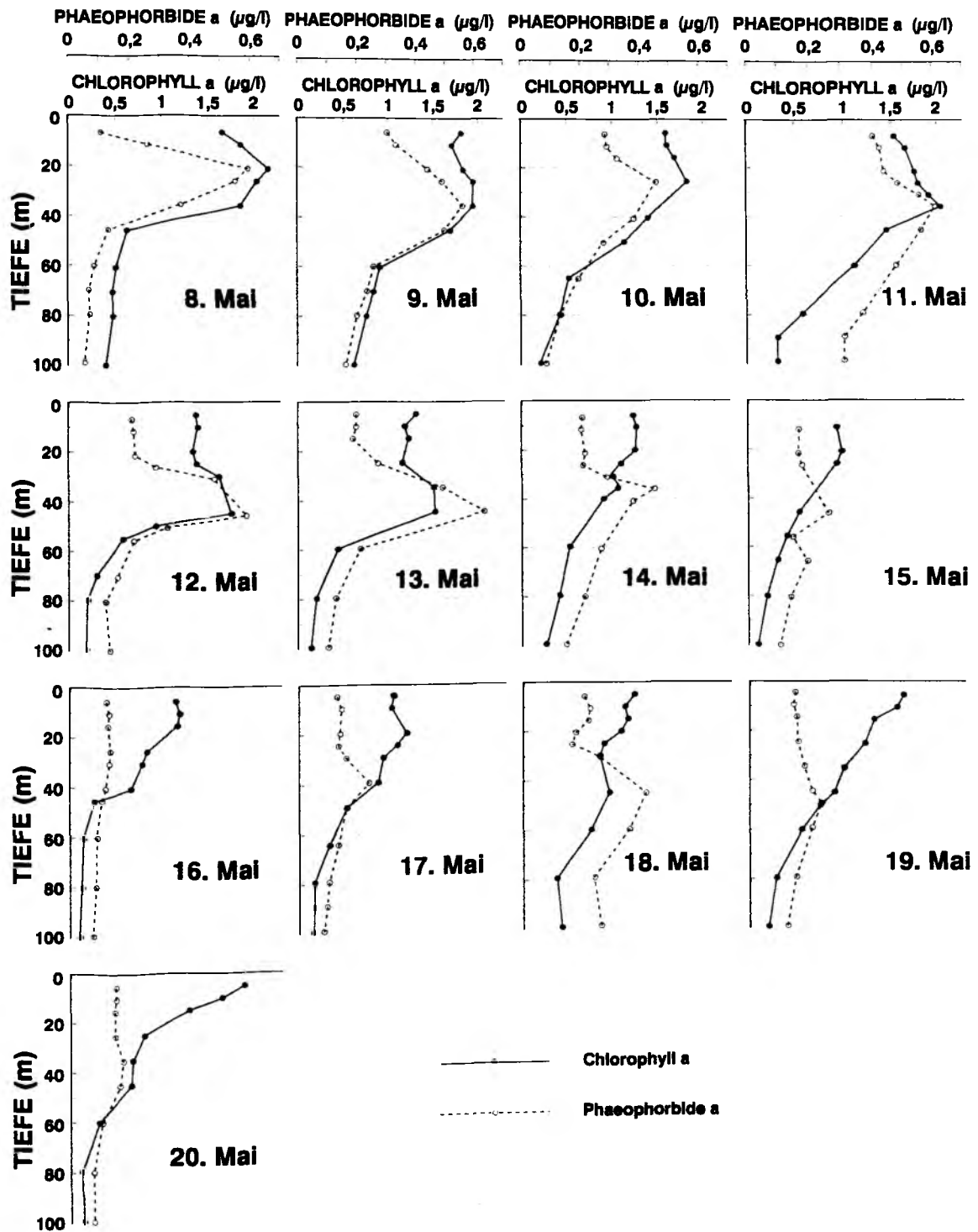


Abb. 28: Vertikalprofile von Chlorophyll a und Phaeophorbiden a während DEX III

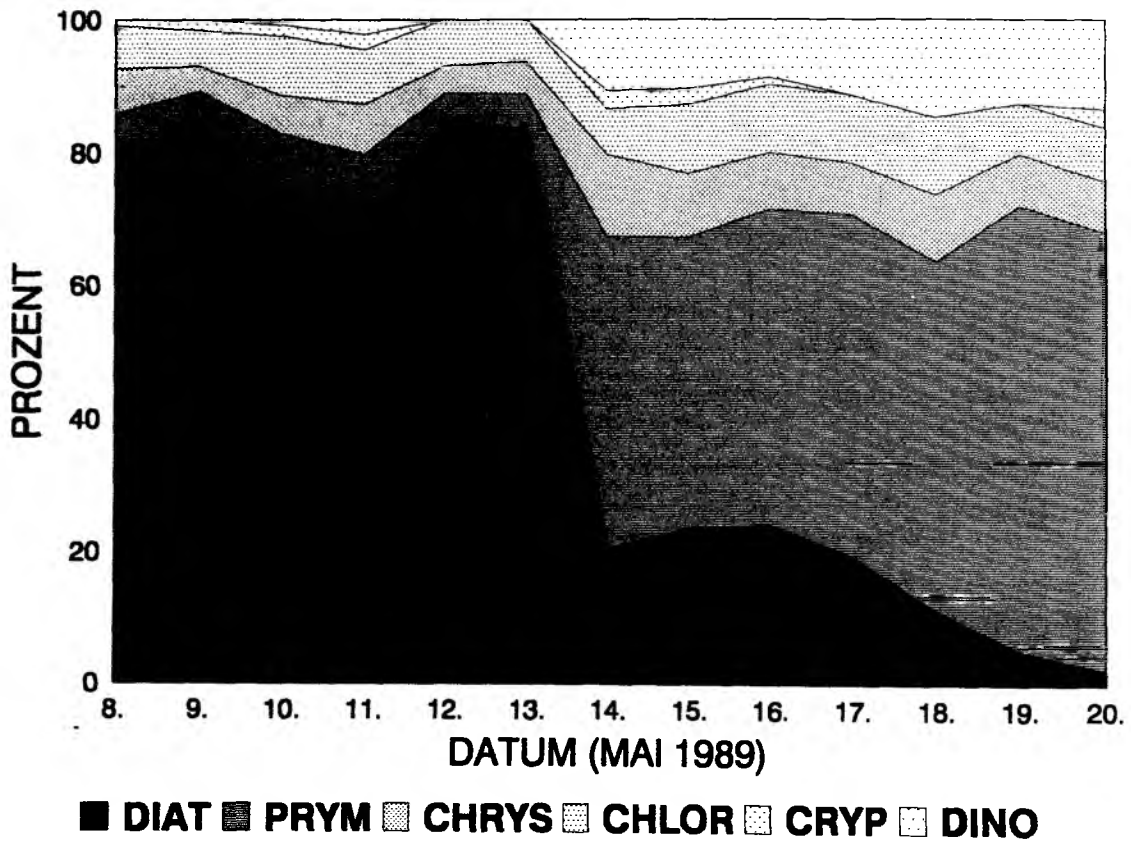


Abb. 29: Anteil der einzelnen Phytoplankton-Taxa im Chlorophyll-Maximum während DEX III

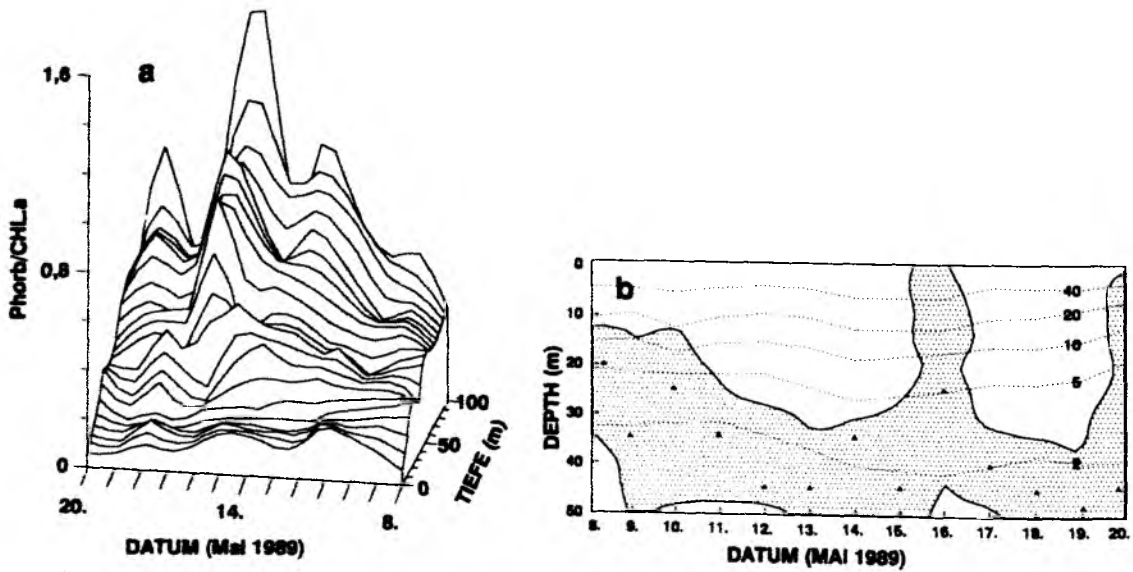


Abb. 30: a: Vertikalverteilung des Freßdruckes, b: vertikales Verteilungszentrum der Phaeophorbide *a*

### 3.4.2.2 Vertikaler Fluß

#### Tagesdrifter ohne Formalin

Diese täglich neu eingesetzte Sinkstoff-Falle driftete in 80 m Tiefe.

In den Abbildungen 32a, bzw. 32b sind die absoluten und relativen Chlorophyll *a*-Absinkraten dargestellt. Hierfür wurden die verschiedenen Chlorophyll-Umwandlungsprodukte mit Hilfe ihrer Molekulargewichte in Chlorophyll-Äquivalente umgerechnet.

An den meisten Tagen konnten nur weniger als 0,2% bzw. 0,1% des in der Wassersäule vorhandenen Chlorophyll *a* in der Falle wiedergefunden werden. Nur am 16. und 19. Mai stieg dieser Wert über 0,3%. Die mittlere Absinkrate betrug 0,14%.

Der weitaus größte Teil (durchschnittlich 70%, Abb. 34b) sank als Phaeophorbide ab. Reines Chlorophyll *a* und Phaeophytine waren in etwa gleichen Proportionen abgesunken, während Chlorophyllide nur einen sehr geringen Teil ausmachten.

Um den Einfluß des Grazings von Meso- und Makrozooplankton auf das Absink-Geschehen, also den Export von Kotmaterial, abschätzen zu können, ist in Abb. 33a das Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu reinem Chlorophyll *a* aus der Sinkstoff-Falle dargestellt: Vom 8. bis zum 17. Mai waren 4 bis 5,5 mal soviel Phaeophorbide wie Chlorophyll *a* in den Fallenproben, wobei bis zum 11. Mai ein leichter Anstieg, danach ein leicht negativer Trend zu beobachten war. Am 18. Mai erhöhte sich das Verhältnis auf fast 6:1 und der relativ stärkste Einfluß des Grazings auf den vertikalen Fluß war am 20. Mai zu beobachten. In die am 19. Mai ausgesetzte Falle war relativ mehr frisches Phytoplankton abgesunken.

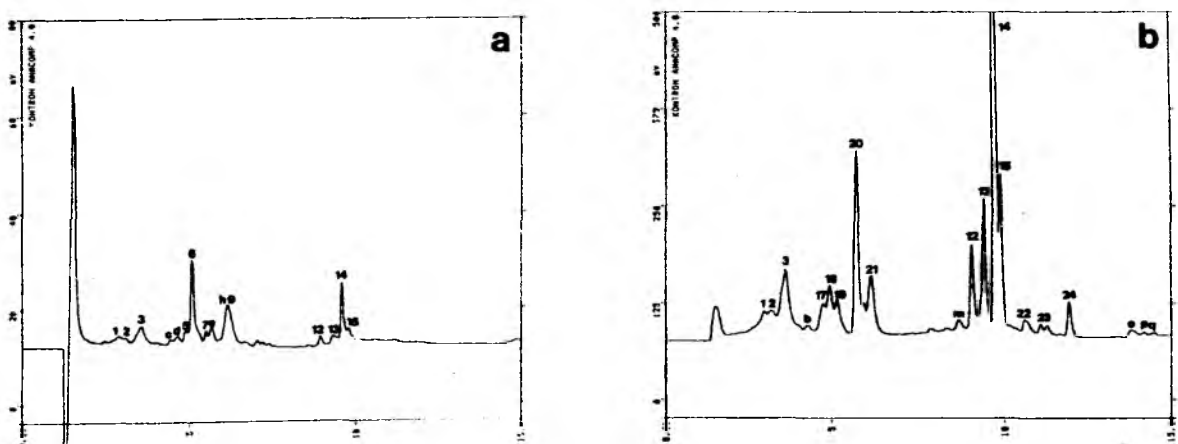


Abb. 31: Beispiel-Chromatogramm der Sinkstoffe aus 80 m (13.5.1989), a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

An Markerpigmenten konnten in quantifizierbaren Mengen nur Fucoxanthin, 19-Hexanoyloxy- und 19-Butanoyloxy-Fucoxanthin sowie Chlorophyll *b* nachgewiesen werden. Ihre Umrechnung in Chlorophyll *a*-Äquivalente zeigt, daß die Diatomeen den Hauptanteil an der abgesunkenen Phytoplankton-Biomasse darstellten (Abb. 32c). Allerdings nahm ihr Anteil kontinuierlich von über 80 auf etwa 50% ab. Die für das Absink-Geschehen zweitwichtigste Klasse waren die Chlorophyceae, gefolgt von Chrysophyceae. Die Klasse der Prymnesiophyceae stand an vierter Stelle, gewann aber ab dem 18. Mai eine etwas größere Bedeutung. Im Durchschnitt stammten 58% der Markerpigmente von Diatomeen, 22% von Chlorophyceae, 13% von Chrysophyceae und 7% von Prymnesiophyceae.

### **Tagesdrifter mit Formalin**

Der Verlauf des vertikalen Flusses, der mit dem mit Formalin (2 Vol. %) versetzten Tagesdrifter gemessen wurde, zeigt ein ähnliches Bild wie die Analyse der Proben des Tagesdrifters ohne Konservierungsmittel (vergl. Abb. 32a und Abb. 33b). Allerdings wurden im Durchschnitt nur 71% der *a*-Chlorine gemessen. Das meiste abgesunkene Material wurde am 19. Mai ermittelt. An diesem Tag wurden 23% der im gesamten Zeitraum sedimentierten *a*-Chlorine ( $\Sigma = 897 \mu\text{g}$ ) exportiert.

Während der mittlere Anteil von Chlorophyll *a* und die Summe der Abbauprodukte in beiden Fällen etwa gleich war, verschob sich das Verhältnis von Phaeophytinen zu Phaeophorbiden im Tagesdrifter mit Formalin stark zu Gunsten von Phaeophytinen (Abb. 34b). Das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* zeigte einen anderen Trend als das unfixierte Material (Abb. 33a). Nach anfänglich höheren Werten (am ersten Tag wurde kein reines Chlorophyll *a* gemessen) vermindert es sich bis zum 15. Mai kontinuierlich auf Werte unter 2, um dann bis zum Ende konstant zu bleiben.

Die mittlere Exportrate lag für diese Falle bei 0,1% des Chlorophyll *a* in der Wassersäule.

Eine Auswertung der Carotinoide als Markerpigmente war hier leider nicht möglich, da sich auf den Filtern zu wenig Material befand.

### **Langzeitdrifter**

Für den Langzeitdrifter in 80 m Tiefe stand bei diesem Experiment nur eine Monofalle zur Verfügung, während in 300 m Tiefe eine Multifalle verwendet wurde.

Es zeigten sich relativ große Unterschiede zu den Messungen der Tagesdrifter. In den Langzeitdrifter in 80 m Tiefe sanken durchschnittlich 4,1 mal mehr Chlorophyll *a* und dessen

Abbauprodukte ab als in den Tagesdrifter; in die Falle in 300 m (Abb. 33c) wurden 3,3 mal mehr dieser Pigmente exportiert. Somit erhöhte sich die mittlere Absinkrate auf 0,6% für 80 und auf 0,5% für 300 m.

Von den in 80 m abgesunkenen  $\alpha$ -Chlorinen wurden noch 79% in 300 m wiedergefunden.

Allerdings war der zeitliche Verlauf des Absink-Geschehens in 300 m mit dem in 80 m grundsätzlich vergleichbar (Abb. 32a und Abb. 33c). Interessant sind die ausgeprägten Minima zwischen dem 14. und 16. Mai, also dem Zeitraum der Änderung der Driftrichtung der Sinkstoff-Fallen.

Das bis 80 m abgesunkene Material enthielt durchschnittlich noch 27% unabgebautes Chlorophyll  $a$  und 53% Phaeophorbide, während der Anteil in 300 m 15 bzw. 64% betrug (Abb. 34b). Der Beitrag der Phaeophytine blieb gleich. Das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll  $a$  lag in 80 m bei 2, in 300 m zeigte es (bei höheren Werten) einen ähnlichen Trend wie im fixierten Material des Tagesdrifters (Abb. 33a).

Die nachgewiesenen Markerpigmente entsprachen denen, die auch in den unfixierten Sinkstoffen des Tagesdrifter gemessen wurden. Von der während der 13 Tage in 80 m abgesunkenen Menge an Markerpigmenten stammten 44% von Diatomeen und 34% von Chlorophyceae. Danach folgen Chryso- und Prymnesiophyceae (Abb. 34a). In 300 m erhöhte sich der Anteil der Diatomeen auf 57%, derjenige der Chlorophyceae nahm auf 22% ab; der Beitrag der Chryso- und Prymnesiophyceae blieb etwa gleich.

Von den in den Sinkstoffen aus 80 m gefundenen Menge an Markerpigmenten konnten in 300 m nur noch 50% nachgewiesen werden.

Ähnlich wie bei Chlorophyll  $a$  und seinen Abbauprodukten sanken in den Langzeitdrifter in 80 m Tiefe 4,6 mal soviel Markerpigmente ab wie in den Tagesdrifter ohne Konservierungs-Mittel.

### **Jahresverankerung (26. Mai 1988 - 29. April 1989)**

An dieser Verankerung (47° 16,9' N / 19° 40,6' W) war zur Erfassung biologischer Parameter eine Sinkstoff-Falle in 350 m Tiefe befestigt.

In Abbildung 35 sind die durchschnittlichen täglichen Raten des Massenflusses und der  $\alpha$ -Chlorine dargestellt. Der Jahresgang zeigte die höchste Rate für den Massenfluß zwischen dem 26. Mai und 9. Juli, vom 25. Juli bis 9. August und vom 25. August bis 24. Oktober 1988. Für die Chlorine  $a$  lag der höchste Fluß zwischen dem 10. bis 24. Juni 1988, dem 25. Juli und 24. Oktober 1988 und vom 25. Februar bis 9. April 1989. Die vielleicht als Herbstblüte des

Jahres 1988 zu betrachtende Situation zwischen dem 25. August und 24. September trug 46%, die Frühjahrsblüte 1989 vom 25. Februar bis 9. April dagegen nur 19% zum Gesamtfluß der  $\alpha$ -Chlorine während der Exposition der Jahresverankerung bei ( $\Sigma = 2768 \mu\text{g a}^{-1}$ ).

Im Zeitraum von Ende Mai bis Anfang Juli stammte der größte Teil der im Material nachweisbaren Markerpigmente von Chlorophyceae, und nur ein kleinerer von Diatomeen (Abb. 36a); letztere trugen auch von Ende Juli bis Ende Oktober und besonders von Ende Januar bis Ende April zum Absinkgeschehen bei. In Abb. 37 ist der Verlauf des Absinkens des Chlorophyll  $a$  der Diatomeen und des partikulären Silikats gezeigt. Auffällig ist hier der relativ parallele Verlauf, der nur in den Monaten September und Oktober unterbrochen wurde. Die Pigmente der Pymnesiophyceae konnten von Ende Juli bis Ende November, diejenigen der Chrysophyceae von Ende August bis Ende September nachgewiesen werden. Dinophyceae sanken nur im Spätsommer und frühen Herbst ab, während Cyanophyceae von Ende Juli bis Ende Dezember festgestellt werden konnten. Chlorophyceae waren das ganze Jahr über vertreten.

Der Anteil von Fäzes am vertikalen Fluß (in Abb. 36b dargestellt als das Verhältnis der Phaeophorbide zu reinem Chlorophyll  $a$ ) dominierte das ganze Jahr. Besonders hoch war ihr Beitrag im Winter und Frühjahr.

Der Anteil von Chlorophyll  $a$  und seinen Derivaten am Fluß des partikulären organischen Kohlenstoffes (POC) war saisonal verschieden (Abb. 36b). Besonders hoch war er im August und September 1988 ("Herbstblüte") und im Februar und März 1989 ("Frühjahrsblüte"), besonders gering im Juni und Juli, Anfang Dezember 1988 bis Anfang Februar 1989 und im April 1989.

Relativ stark POC-angereicherte Partikel sanken vom 26. Mai bis 9. Juli, vom 25. August bis 24. November 1988 und vom 25. Februar bis 9. April 1989 (Abb. 36b) ab. Zum gesamten Partikelfluß trug POC nur 6% bei ( $\Sigma = 1996 \text{ mg a}^{-1}$ ).

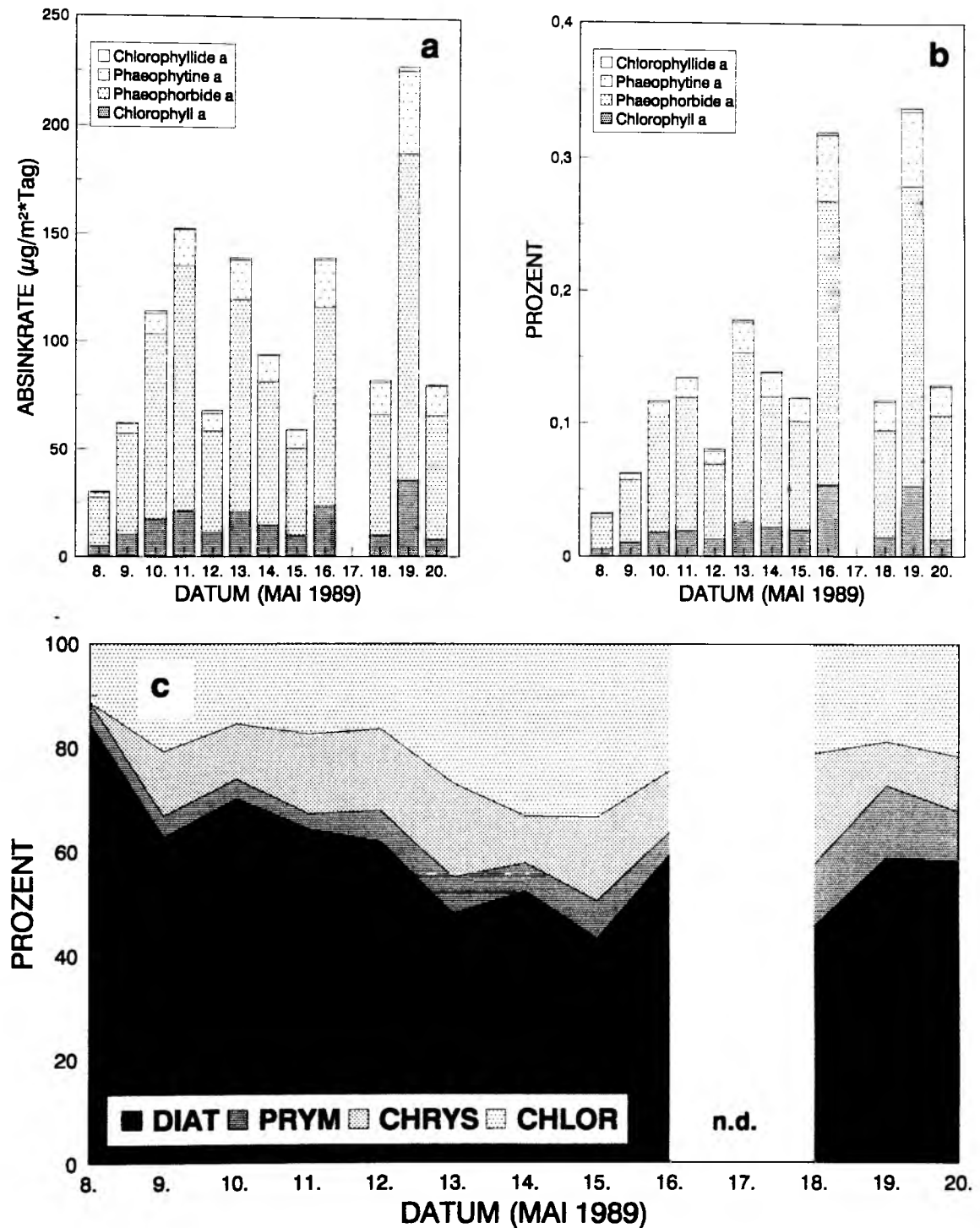


Abb. 32: Tagesdrifter ohne Formol: a: Fluß von Chlorophyll a und seinen Derivaten, b: Verlust aus der Wassersäule, c: prozentualer Anteil der einzelnen Gruppen am Gesamtchlorophyll

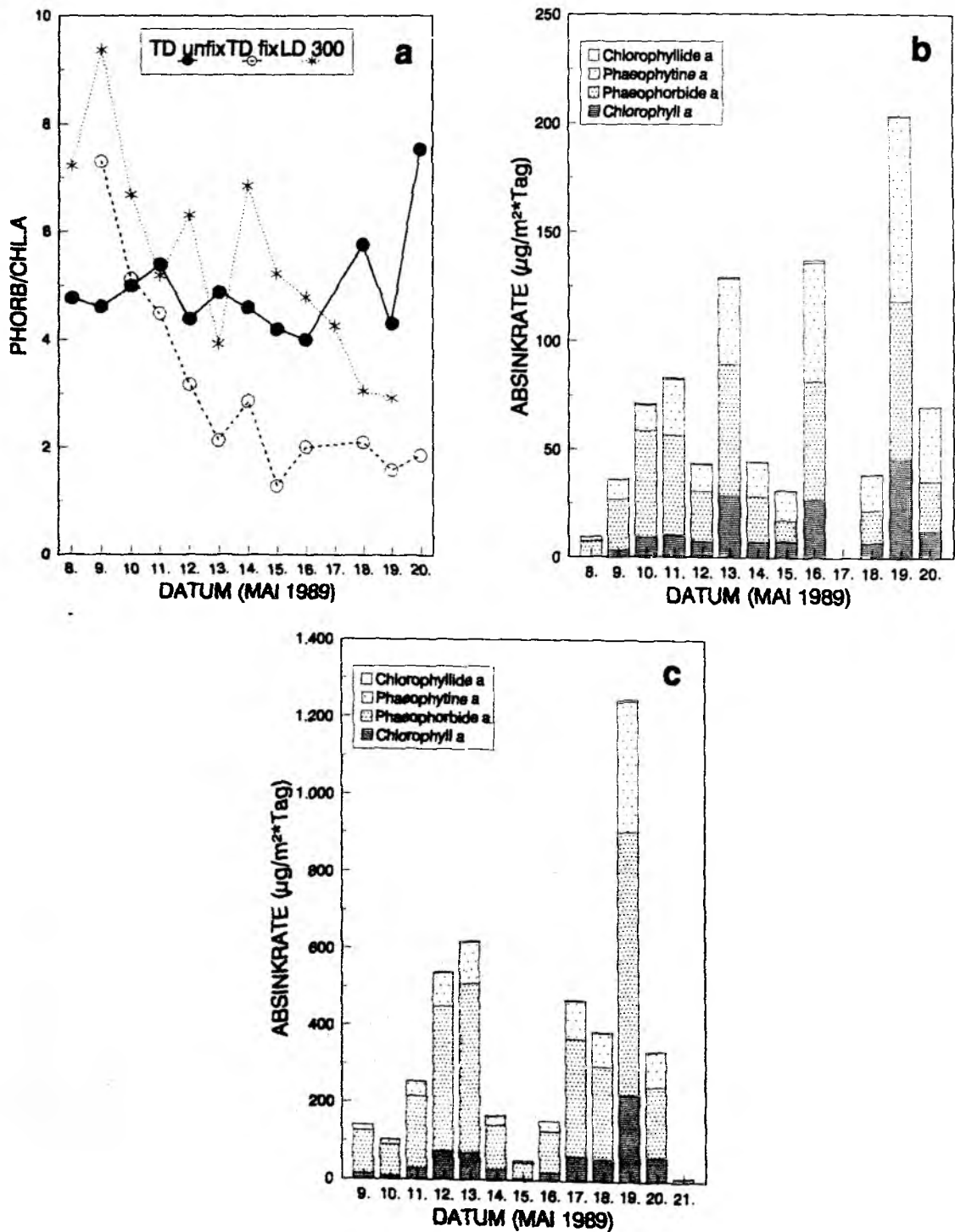


Abb. 33: a: Einfluß des Grazings auf den vertikalen Fluß (Tages- und Langzeitdrifter); Export von Chlorophyll a und seinen Derivaten in b: den Tagesdrifter mit Formol und c: in den Langzeitdrifter in 300 m Tiefe



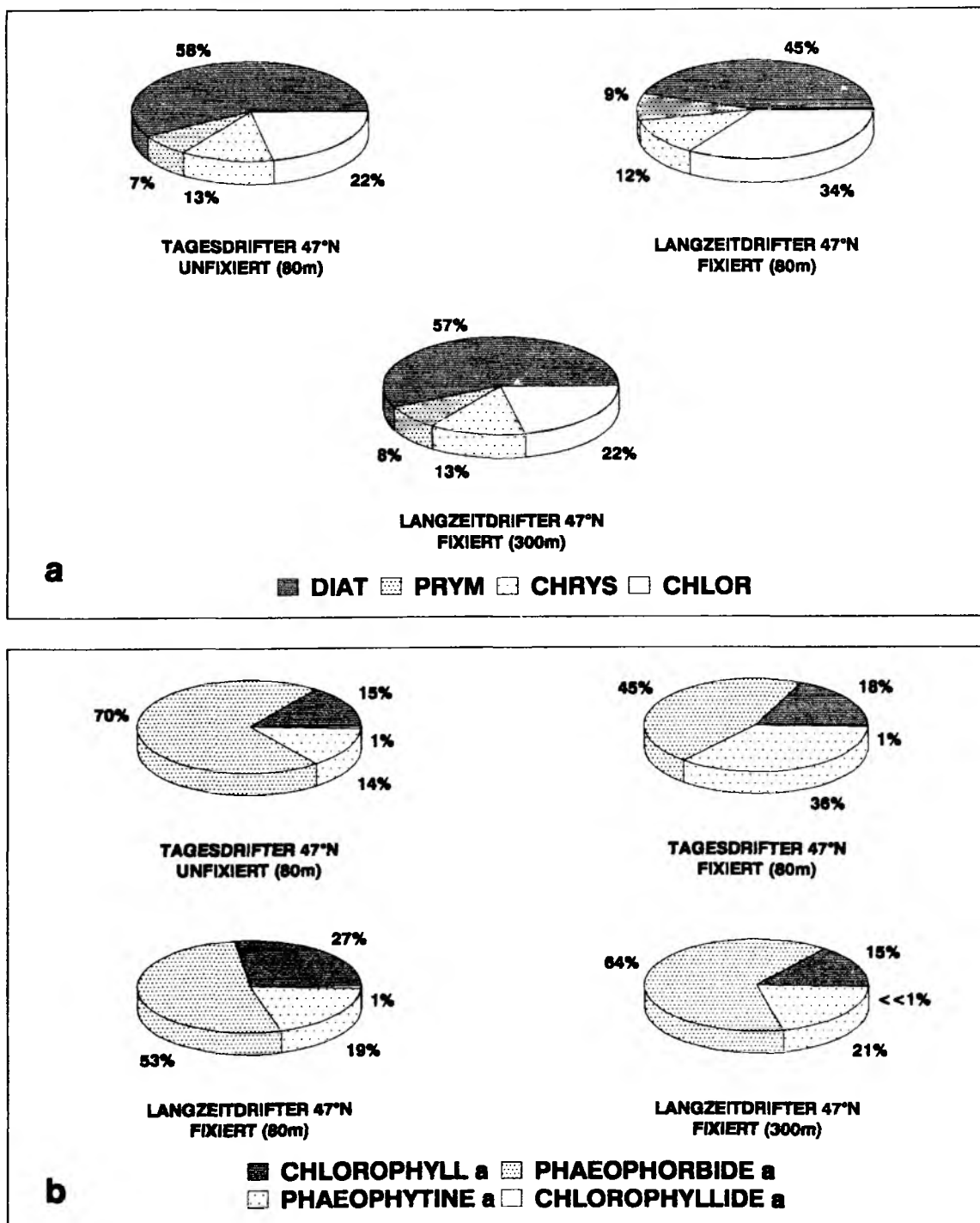


Abb. 34: Prozentualer Anteil der a: einzelnen Klassen und b: von Chlorophyll a und seinen Derivaten am Gesamtfluß während DEX III

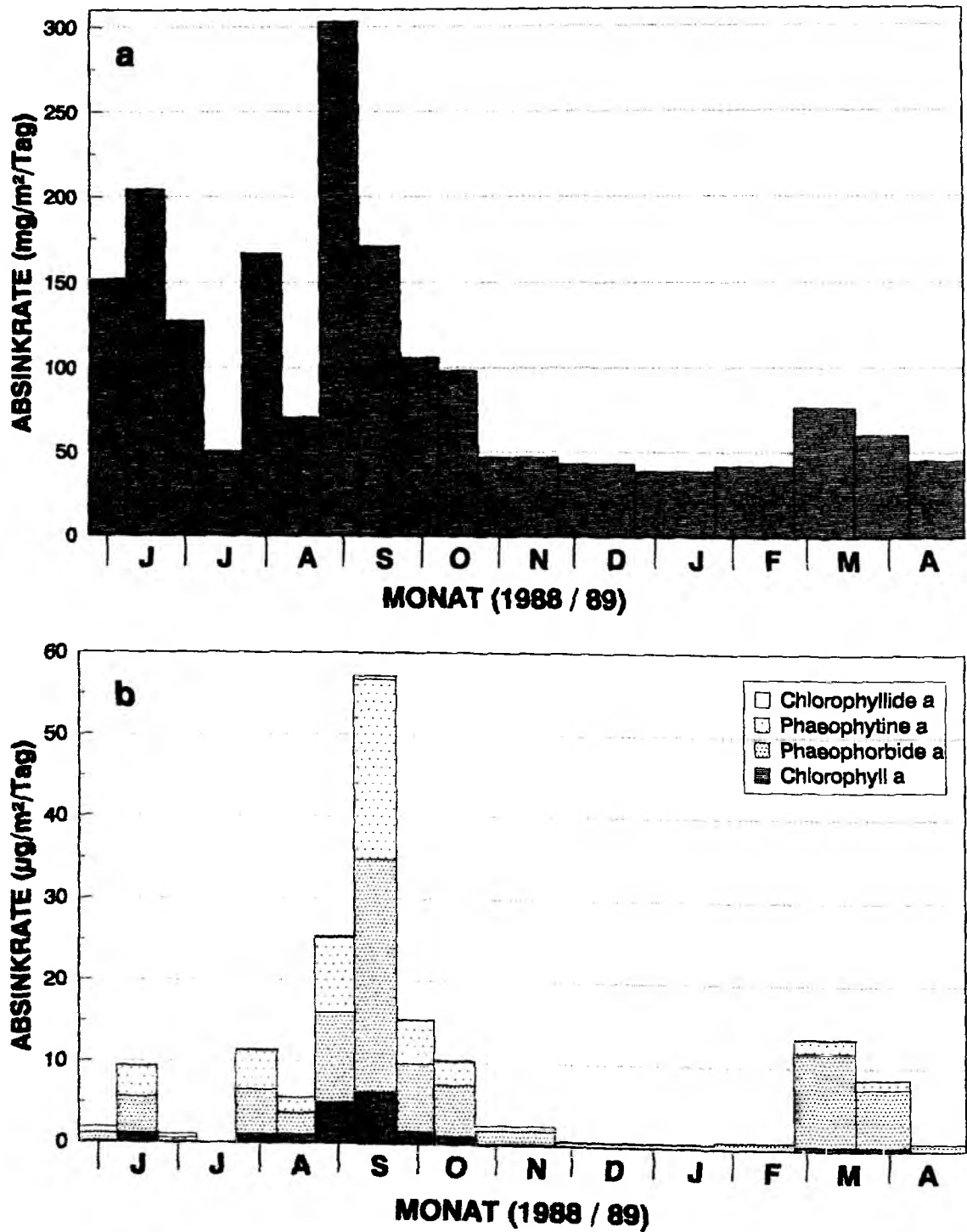


Abb. 35: Jahresverankerung bei 47°N/20°W: a: Massenfluß (STIENEN, unveröffentlichte Daten) und b: Fluß von Chlorophyll a und seinen Derivaten

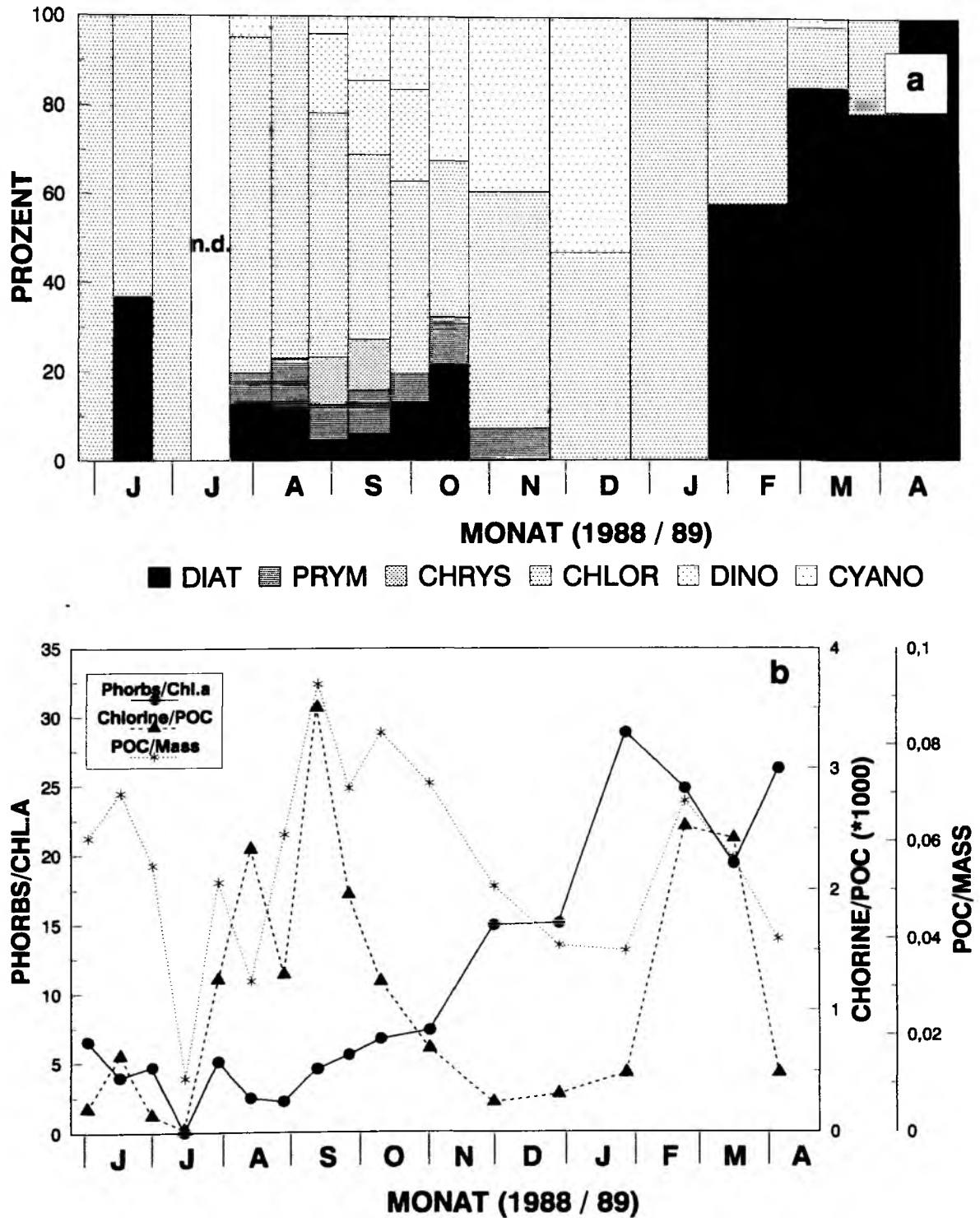


Abb. 36: Jahresverankerung bei 47°N/20°W; a: Prozentualer Anteil der einzelnen Klassen am Fluß und b: Einfluß des Grazings auf den Vertikal-Transport, Anteil der Chlorine am POC und von POC am Massenfluß (POC und Massenfluß: STIENEN, unveröffentlichte Daten)

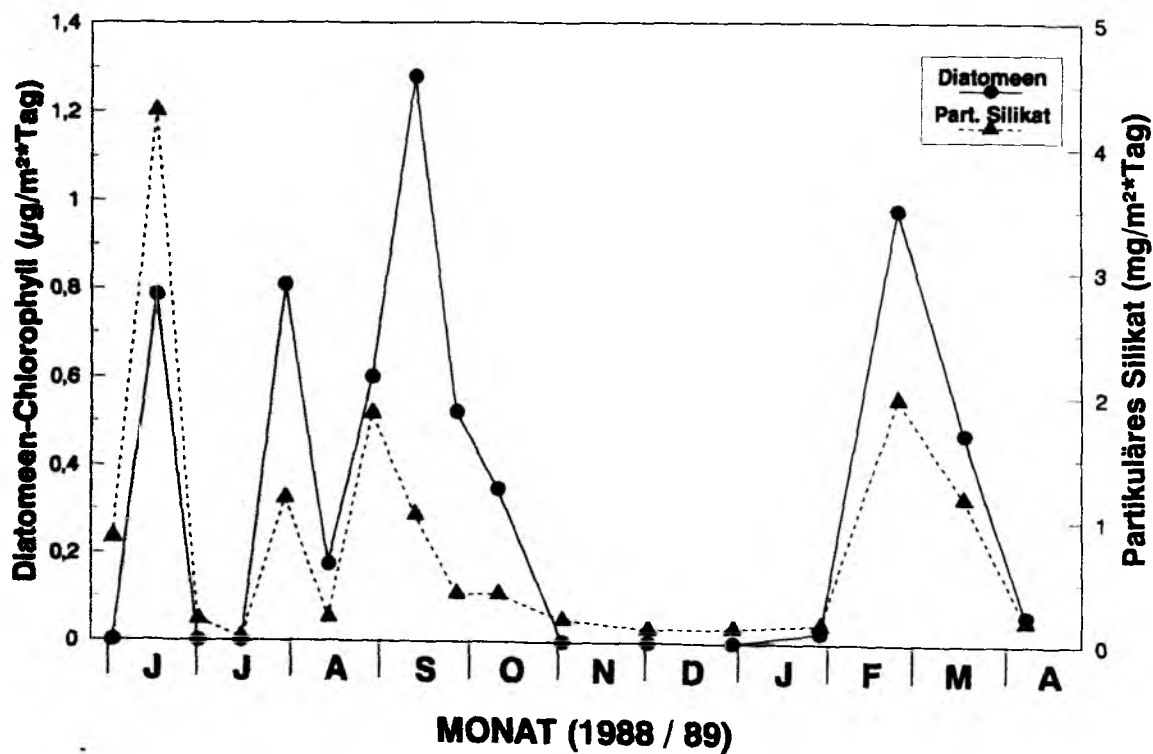


Abb. 37: Jahresverankerung bei 47°N/20°W; Fluß des partikulären Silikats und des Diatomeen-Chlorophyll a (Silikat: STIENEN, unveröffentlichte Daten)

### 3.4.2.3 Kotballen

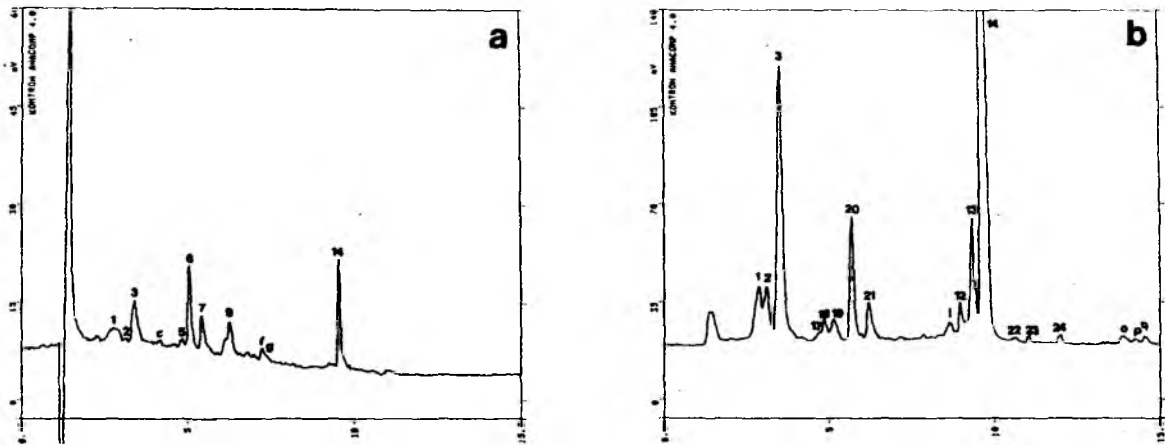


Abb. 38: Beispiel-Chromatogramm der Kotballen vom 10.5.1989, a: Absorption, b: Fluoreszenz. Für die Zuordnung siehe Tab. 10.

Bis auf Alloxanthin (Cryptophyceae) konnten alle in der Wassersäule nachgewiesenen Markerpigmente auch in den Kotballen gemessen werden (Abb. 39a, vergl. Abb. 25b). In den Chromatogrammen waren einige Peaks zu beobachten, die nicht identifizierbar waren (Abb. 38). Die Diatomeen waren bis zum 14. Mai gegenüber der Wassersäule stark unterrepräsentiert. Auf der anderen Seite schien zumindest ein Teil der Zooplankter der untersuchten Fraktion von 500  $\mu\text{m}$  - 1000  $\mu\text{m}$  Dinoflagellaten bevorzugt zu haben, und bis zum 14. Mai auch Prymnesiophyceae.

An absoluten Mengen von Chlorophyll *a* und seinen Derivaten wurden nach dem 14. Mai bis zu sieben mal mehr Substanz in den Kotballen nachgewiesen (Abb. 39b). Das Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu Chlorophyll *a* erhöhte sich ebenfalls sprunghaft nach diesem Zeitpunkt und erreichte etwa die Größenordnung der Verhältnisse in den Tagesdriftern.

Der geringe Anteil der Phaeophytine ( $4,8 \pm 1,2\%$ ) und Chlorophyllide ( $1,8 \pm 1,2\%$ ) an *a*-Chlorinen weist darauf hin, daß Chlorophyll im Darmtrakt der Mesozooplankter hauptsächlich zu Phaeophorbiden abgebaut wurde. Allerdings waren bis zum 14. Mai noch  $57 \pm 3\%$  intaktes Chlorophyll *a* in den pellets nachzuweisen, während nach diesem Zeitpunkt nur noch  $23 \pm 9\%$  erhalten blieben.

In den Proben der Wassersäulen stimmte die Summe der in Chlorophyll *a*-Äquivalente umgerechneten Markerpigmente mit dem tatsächlich gemessenen Chlorophyll *a* gut überein (siehe Kap. 2.6.1). Dies war für die Kotballen nicht der Fall. Bis zum 14. Mai sind noch  $67 \pm$

5,7%, danach nur noch  $35 \pm 8,6\%$  aller  $\alpha$ -Chlorine mit der errechneten Summe erklärbar. Carotinoide wurden also stärker ab- oder umgebaut als Chlorophyll, besonders nach dem 14. Mai.

In Abbildung 39c ist das Verhältnis der Summe der tierischen Pigmente (Astaxanthin und Echinenon, Peakflächen) zu den  $\alpha$ -Chlorinen dargestellt. Dieses Verhältnis ist ein Maß für den relativen Anteil der tierischen Nahrung der untersuchten Fraktion des Zooplanktons (KLEPPEL 1988). Dieser Anteil hatte im 2. Wasserkörper etwas zugenommen.

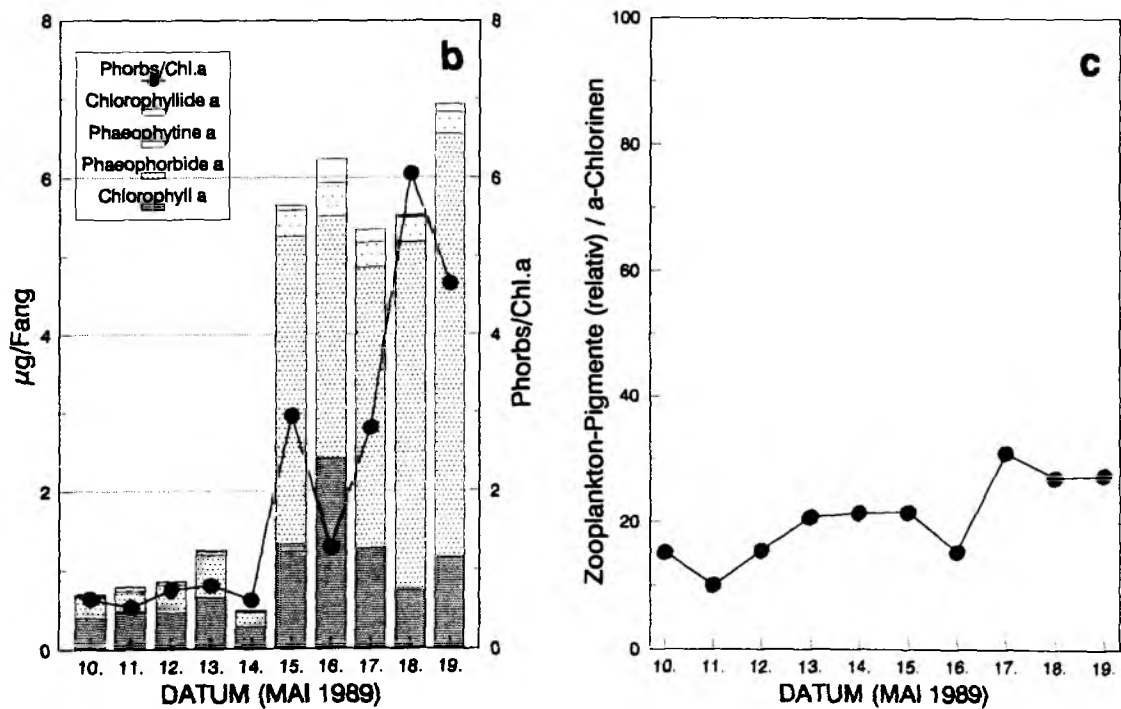
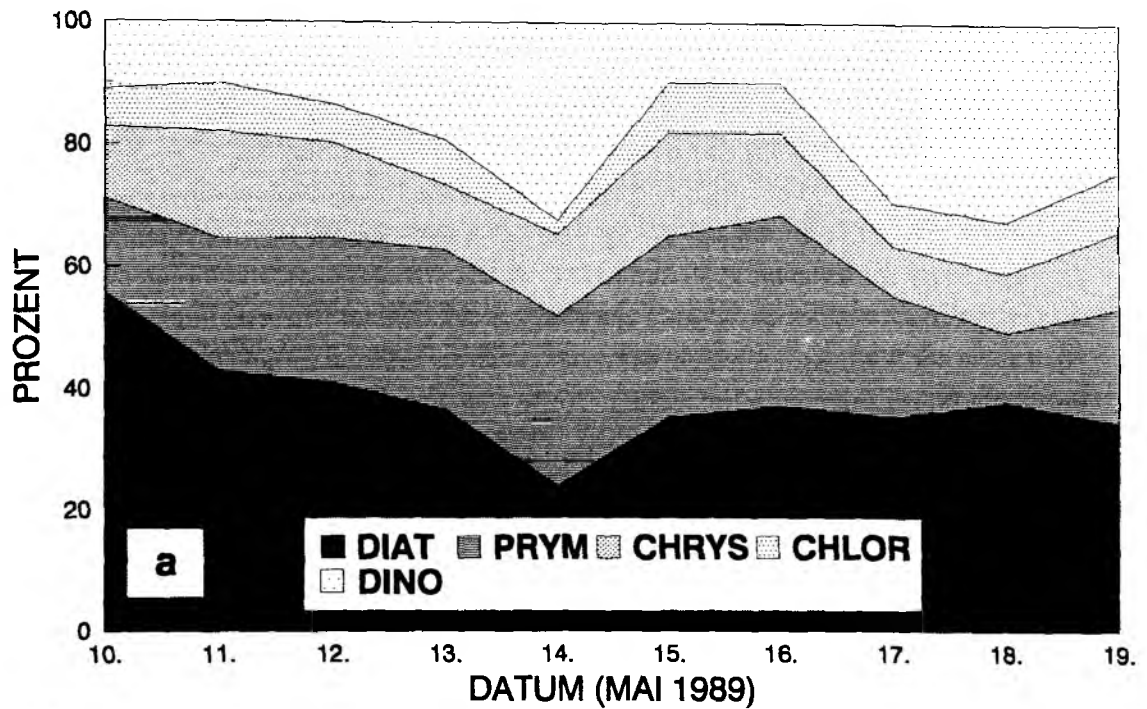


Abb. 39: Pigment-Analysen der Kotballen von DEX III. a: Prozentualer Anteil der einzelnen Klassen, b: Chlorophyll a und seine Derivate und das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll a, c: Verhältnis der tierischen Pigmente zu den  $\alpha$ -Chlorinen

### 3.4.3 Diskussion

Dieses Gebiet ist schon seit 1983 im Rahmen verschiedener Projekte eingehender untersucht worden. Zu nennen sind für den ozeanographischen Bereich NOAMP ("Northeast Atlantic Monitoring Program") von 1983 bis 1985, für den Bereich der biologischen Prozesse in der Tiefsee BIOTRANS ("Biological Transport and Energetics in the Benthic Boundary Layer of the Deep Sea") von 1985 bis 1989 und BIO-C-FLUX ("Biological Carbon Flux in the Benthic Boundary Layer of the Open Ocean") von 1989 bis 1992. Für die Erforschung der biologischen Prozesse in der Warmwasserschicht wurde von 1986 bis 1990 das Projekt PARFLUX ("Particle Flux in the North Atlantic") durchgeführt. Außerdem waren im Jahre 1989 sowohl vor als auch während und nach dem METEOR-Abschnitt andere an JGOFS beteiligte Nationen mit ihren Forschungsschiffen in diesem Gebiet aktiv (Tab. 11). Das Kieler Forschungsschiff POSEIDON besuchte die Position bei 48° N / 20° W vom 7.-11. August 1988. Somit lassen sich die in der vorliegenden Arbeit besprochenen Ergebnisse sowohl lang- als auch kurzfristig mit den vorherrschenden, für die Fragestellung relevanten Parameter in Verbindung bringen.

Tab. 11: Verweildauer der verschiedenen Forschungsschiffe bei 47°N / 20°W im Jahre 1989

ZEITRAUM	LAND	SCHIFF
24. April - 09. Mai	USA	Atlantis II
05. Mai - 24. Mai	D	Meteor
11. Mai - 18. Mai	UK	Discovery
18. Mai - 31. Mai	USA	Atlantis II
01. Juli - 08. Juli	UK	Discovery
22. August - 25. August	NL	Tyro

### Ökologie der Wassersäule

Die zu Beginn des Driftexperimentes angetroffene Zusammensetzung der Pigmente der Phytoplankton-Population, mit einer starken Dominanz von Fucoxanthin (Diatomeen), war typisch für die klassische Vorstellung einer Frühjahrsblüte im Nordostatlantik (RAYMONT 1980). Dies zeigten auch die mikroskopischen Zählungen von DECKERS (1991). Allerdings hatte die Blüte zu Beginn des Driftexperimentes am 8. Mai schon ihren Kulminationspunkt erreicht. Die Population der Diatomeen zeigte bereits eine hohe Artendiversität (DECKERS 1991), wobei hauptsächlich *Chaetoceros decipiens*, verschiedene *Rhizosolenia*-Arten, *Thalassionema nitzschoides* und *Nitzschia seriata* vertreten waren.

Ein großer Teil der "neuen Produktion" mußte also schon früher stattgefunden haben. Von den durch GLOVER und BREWER (1988) für dieses Gebiet postulierten Winterkonzentrationen der Nährsalze (Nitrat: 12 µMol l<sup>-1</sup>, Silikat: 6 µMol l<sup>-1</sup>) konnten am 3. April 1989 noch 9,4 bzw.



2,8  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  (HONJO und MANGANINI 1993), am 24. April 6,0 bzw. 2,4  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  (GARDNER *et al.* 1993, CHIPMAN *et al.* 1993) und bei Ankunft von METEOR nur noch 3,4 bzw. 0,7  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  nachgewiesen werden. Die durchmischte Schicht, am 24. April noch ca. 130 m tief, hatte sich bereits drei Tage später auf ca. 25 m verflacht (GARDNER *et al.* 1993), nach GRAN (1931) und SVERDRUP (1953) eine Grundvoraussetzung für den Beginn einer Blüte. MARRA *et al.* (1990) fanden zur selben Zeit einen Wechsel der Population von überwiegend Coccolithophoriden zu Diatomeen (siehe auch SIERACKI *et al.* 1993). Nach den Modell-Berechnungen von GARSIDE und GARSIDE (1993) für das Gebiet bei 45° N / 20° W kann ein großer Teil der "neuen" Produktion schon vor der Stratifizierung der Wassersäule stattfinden. Ein weiteres Indiz für die schon früher einsetzende "neue" Produktion sind die mit der Sinkstoff-Falle der Jahresverankerung in 350 m Tiefe gemessenen Ereignisse von Ende Februar bis Mitte April 1989. Das in diesem Zeitraum abgesunkene Material zeigte -im Gegensatz zu den übrigen Monaten- eine klare Dominanz des für Diatomeen typischen Fucoxanthins. Ebenfalls ab März 1989 fanden HONJO und MANGANINI (1993) in ihren Sinkstoff-Fallen bei 48° N / 21° W in 1000 m einen erhöhten Fluß von  $\text{N}_{\text{org}}$ -angereicherten Partikeln, der bis Anfang Juni andauerte und von den Autoren als Zeitraum der Frühjahrsblüte definiert wird. PFANNKUCHE (1993) ermittelte im Jahre 1985 im gleichen Gebiet in 4650 m Tiefe eine Akkumulation von Phytodetritus bereits im März und Satellitenbilder zeigen erhöhte Chlorophyll-Konzentrationen an der Oberfläche schon zwischen Februar und März (ESAIAS *et al.* 1986).

Die Probennahme in dem durch die driftenden Sinkstoff-Fallen markierten Wasserkörper erfolgte nach den hydrographischen sowie den von GEOSAT gemessenen altimetrischen Daten (ROBINSON *et al.* 1993) zunächst in einem der drei in diesem Gebiet gefundenen, zyklonalen Wirbel, dem sogenannten "small eddy". Dieser hatte sich wahrscheinlich von der subarktischen Front abgespalten, was das relativ häufige Auftreten dort beheimateter Foraminiferen-Arten zeigte (ZEITZSCHEL *et al.* 1990). Mesoskalige, zyklonale Wirbel sind in diesem Gebiet häufig anzutreffen (KRAUSS *et al.* 1990). LOCHTE und PFANNKUCHE (1987) konnten im selben Gebiet einen ähnlichen, von der subarktischen Front stammenden zyklonischen Wirbel schon im Jahre 1985 bezüglich seiner biologischen Eigenschaften untersuchen.

Der anfänglich noch hohe Beitrag der Diatomeen zum Gesamt-Chlorophyll *a* (bis 80%) nahm bis zum Ende des Driftexperimentes auf 25 % ab. Das vertikale Zentrum der Diatomeen-Population verlagerte sich parallel zur Thermokline von ca. 25 m auf Tiefen um 50 m. Dies ist wahrscheinlich durch die Verknappung an Silikat zu erklären, denn Nitrat war in der durchmischten Schicht noch genügend vorhanden. Die Diatomeen erhielten in den Tiefen um 50 m noch ca 1-2% des an der Oberfläche eindringenden Lichtes und versorgten sich mit dem durch die Thermokline diffundierenden Silikat. Gleichzeitig konnte eine Alterung der Diatomeen-Population festgestellt werden: Das Verhältnis der - hauptsächlich bei Diatomeen

gebildeten - Chlorophyllide *a* zu dem Chlorophyll *a* der Diatomeen verüffachte sich von anfangs 0,02 auf 0,1. Diese Alterung, zusammen mit der Verlagerung des vertikalen Populationszentrums der Diatomeen in tiefere Schichten und der Abnahme der allochthonen Nährsalze sowie der starken Zunahme von Ammonium sind einige der Indizien für eine "Reifung" des untersuchten Wasserkörpers hin zu einem System regenerierter Produktion.

Die anderen, anhand ihres Pigmentbestecks identifizierten Klassen der Prymnesio-, Dino-, Chryso-, Crypto- und Chlorophyceae verlagerten dagegen ihre vertikalen Populationszentren nicht. Von diesen Klassen erhöhten aber besonders die Prymnesiophyceae ihren Biomasse-Anteil so stark, daß sie am Ende mit 45% Anteil am Gesamt-Chlorophyll *a* die dominierende Klasse darstellten. Besonders eindrucksvoll zeigte sich die Veränderung der Phytoplankton-Population in 10 m Tiefe. Dort stellten zu Beginn des Driftexperiments die Diatomeen noch 67%, die Prymnesiophyceae 15% und die Dinophyceae 3% des Gesamt-Chlorophyll *a*. Am Ende hatte der Anteil der Diatomeen auf 5% abgenommen, wohingegen die Beiträge der Prymnesiophyceae auf 63% und der Dinophyceae auf 13% zunahmen.

Die Ergebnisse der während des Aufenthaltes von METEOR und im Anschluß daran im Untersuchungsgebiet arbeitenden Arbeitsgruppen bestätigen die These von der "Alterung" des vorgefundenen trophischen Systems. So fanden SIERACKI *et al.* (1993) gegen Ende ihres Aufenthaltes vom 18.-31. Mai eine Gemeinschaft mit kleinen (2-5 µm) Phytoflagellaten, heterotrophen Flagellaten und mixotrophen Ciliaten vor. Die sie begleitende Arbeitsgruppe um DUCKLOW *et al.* (1993) ermittelte gegenüber ihrem ersten Untersuchungs-Zeitraum vom 25. April bis 8. Mai eine Vervierfachung der Bakterienbiomasse, ähnlich wie KARRASCH (1992), der zwischen dem 8. und 21. Mai ebenfalls eine starke Zunahme der Bakterienabundanz feststellte. Die von WEEKS *et al.* (1993) und JOINT *et al.* (1993) vorgefundene Situation zwischen dem 1. und 8. Juli entsprach, bei geringerem Bestand an Chlorophyll *a*, derjenigen von Ende Mai: HPLC-Analysen zeigten Prymnesiophyceae mit 30-40%, Dinophyceae ca. 10%, Chlorophyll *b*-haltige Plankter mit 5-13% Chlorophyll *a*-Anteil. Die Nitratkonzentrationen lagen an der Nachweisgrenze.

Die bis hier gemachten Betrachtungen suggerieren, daß die Untersuchungen im Zeitraum vom 24. April bis zum 31. Mai in ein und demselben Wasserkörper durchgeführt wurden. Um dieses zu gewährleisten, übernahm das jeweils im Gebiet ankommende Forschungsschiff die Driftposition des das Gebiet verlassenden Schiffes. Wie schon erwähnt, ist aus den hydrographischen und altimetrischen Daten aber ersichtlich, daß während dieser Zeit ein komplexes Wirbel-Feld vorherrschte und die Probennahme in verschiedenen Wasserkörpern stattfand (ROBINSON *et al.* 1993). So konnte auf Grund dieser Daten gezeigt werden, daß die treibenden Sinkstoff-Fallen von METEOR um den 15. Mai den ursprünglichen zyklonalen Wirbel verlassen hatten und bis zum Ende des Experimentes in antizyklonaler Richtung

weitertrieben. Für den gesamten genannten Zeitraum und besonders für das Driftexperiment von METEOR zeigte aber speziell die Sukzession des Phytoplanktons und der jeweilige Anteil der Klassen an der Gesamt-Biomasse (Chlorophyll *a*) eher eine kontinuierliche Entwicklung nach dem Modell von MARGALEF (1978).

Welches sind nun die biologischen Zustandsgrößen und Prozesse, die einen solchen Wasserkörper-Wechsel beschreiben könnten?

Besonders auffällig waren in diesem Zusammenhang die sprunghaften Veränderungen im Pigmentgehalt der Kotballen der Zooplankter. Nach dem 14. Mai stieg die Menge der jeweils im Gesamtfang gefundenen Summe von Chlorophyll *a* und seinen Abbauprodukten (beides als Summe: *a*-Chlorine) abrupt auf das durchschnittlich Sechsfache an. Gleichzeitig erhöhte sich das molare Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* von ca. 1:1 auf Werte von bis zu 6:1. Außerdem waren im Verhältnis zu den *a*-Chlorinen nur noch durchschnittlich 35% Markerpigmente gegenüber 67% vor dem Wechsel in den Fäzes nachweisbar. Allein diese sprunghafte Entwicklung zeigt, daß hier zwei biologische Systeme nebeneinander existierten. MARTENS (1992) und MORALES (1993) fanden mit verschiedenen Methoden nach dem 15. Mai einen ebenfalls sprunghaften Anstieg der Respiration des Mesozooplanktons. Dies könnte den stärkeren Abbau von Chlorophyll *a* und den akzessorischen Pigmenten im Verdauungstrakt und damit die Daten der Pellets erklären. PENRY und FROST (1991) zogen aus ihren Fütterungsexperimenten mit *Calanus pacificus* den Schluß, daß das Ausmaß der Umwandlung von Chlorophyll *a* und anderen Pigmenten im Verdauungstrakt vom Angebot der Nahrung abhängt. Kotballen sollen demnach am Anfang einer Blüte einen relativ geringeren Abbau von Chlorophyll aufweisen als am Ende. Nach den Überlegungen von SMETACEK und POLLEHNE (1986) sowie BANSE (1990) und den Untersuchungen von ROY *et al.* (1989) könnte der relativ geringe Anteil der Abbauprodukte von Chlorophyll *a* und Carotinoiden in den Kotballen der ersten Periode mit "inefficient feeding" der Copepoden zusammenhängen. Diese Art zu fressen, d.h. hohe Ingestions- und Defäkationsraten, produziert erstens Detritus mit noch hohem Nährwert aus lebenden Phytoplanktonzellen (Zellfragmente und Kotballen) und zweitens gelöste organische Substanz. So werden Phytoplankter (vornehmlich Diatomeen und Coccolithophoriden) an der Aggregatbildung und somit an schnellem Absinken gehindert und die gelöste organische Substanz kann durch den "microbial loop" weiterverarbeitet werden. Dies trägt zur Retention von Nährstoffen in der produktiven Zone bei.

Einen weiteren Hinweis auf einen Wasserkörper-Wechsel geben die ausgeprägten Minima von integriertem Chlorophyll *a* und Primärproduktion während der Änderung der Driftrichtung der Sinkstoff-Fallen sowie die rapide Abnahme des Phaeophorbid zu Chlorophyll *a*-Verhältnisses in der Wassersäule nach dem Wechsel. Außerdem schienen sich die Freßpräferenzen der untersuchten Fraktion des Mesozooplanktons verändert zu haben: Bis

zum 14. Mai ist Fucoxanthin (Diatomeen) in den Kotballen gegenüber der Wassersäule unter-, 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin (Prymnesiophyceae) dagegen überrepräsentiert. Danach entsprach Fucoxanthin etwa dem Anteil in der Wassersäule, 19-Hexanoyloxy-Fucoxanthin verringerte allmählich seinen Beitrag und Peridinin (Dinophyceae) war am Ende zusammen mit Fucoxanthin das dominierende Markerpigment. Außerdem hatte der Anteil tierischer Nahrung nach dem 16. Mai zugenommen.

Der vielleicht überzeugendste biologische Hinweis auf einen Wassermassen-Wechsel war die abrupte Veränderung der Lage und der floristischen Zusammensetzung des Chlorophyll-Maximums: Am 13. Mai lag es noch bei 45 m, einen Tag später bei 10 m. Dies ging mit einem plötzlichen Wechsel der Dominanz der Diatomeen (85%) zu einer solchen der Prymnesiophyceae (50%, Diatomeen nur noch 20%) einher.

Trotz der hydrographischen und biologischen Heterogenität des Gebietes scheint die im Frühjahr/ Sommer 1989 gefundene Sukzession der einzelnen Phytoplankton-Klassen typisch für dieses Gebiet zu sein. Dies bestätigen HPLC-Analysen der Markerpigmente in anderen Jahren: WILLIAMS und CLAUSTRE (1991) besuchten die Region vom 21. Juni bis 12. Juli 1988 und fanden den Bestand an Chlorophyll *a* zu 85% dominiert von Pico- und Nanophytoplanktern, wobei die Pigmente der größeren Fraktion hauptsächlich aus 19-Hex (Prymnesiophyceae) und Peridinin (Dinophyceae) bestanden.

Fast identisch mit der Situation von 1989 ist die von BARLOW *et al.* (1993) im Jahre 1990 (1. Mai bis 15. Juni), ebenfalls mit Hilfe der Markerpigmente, ermittelte Sukzession: Zu Beginn ihrer Untersuchungen fanden sie, bei noch hohem Nährsalzangebot, folgende Beiträge der einzelnen Klassen zum Gesamt-Chlorophyll *a* in 5 m Tiefe vor: Diatomeen ca. 35%, Prymnesiophyceae ca. 30%, Dinophyceae ca. 10% und "Grünalgen" (Chlorophyll *b*) ca. 8%. Im Laufe der nächsten 10 Tage erhöhten die Diatomeen, unter starkem Verbrauch von Silikat, ihren Anteil auf bis zu 70%, während die anderen Klassen ihren Beitrag entsprechend verringerten. Danach nahmen die Diatomeen, ebenfalls innerhalb von ungefähr 10 Tagen, rasch ab und trugen bis zum Ende nur noch  $\leq 20\%$  zum Chlorophyll *a* bei. Gleichzeitig erhöhten die Prymnesiophyceae ihren Anteil auf teilweise  $> 65\%$ , die Dinophyceae erreichten Spitzenwerte von 25%. Auch der vertikale Aufbau der Population ist vergleichbar. Nachdem der Anteil der Diatomeen abgenommen hatte, dominierten Prymnesio- und Dinophyceae in den oberen Wasserschichten, während sich die Diatomeen in größeren Tiefen und die Chlorophyll *b*-tragenden Algen dazwischen aufhielten.

Sechs Wochen nach dem englischen Forschungsschiff DISCOVERY (WEEKS *et al.* und JOINT *et al.* 1993, s.o.) besuchte eine niederländische Planktologengruppe mit TYRO das Gebiet (VELDHUIS *et al.* 1993, 22. bis 25. August 1989). Die durchmischte Schicht reichte bei einer Oberflächentemperatur von ca. 19°C bis in etwa 50 m, die euphotische Zone (1%

Lichttiefe) bis in ca. 40 m Tiefe. Bis zur Nutrikline (30-40 m) hatte Silikat eine Konzentration von  $0,4 \mu\text{Mol l}^{-1}$ , Nitrat lag an der Nachweisgrenze. Das Chlorophyll *a*-Maximum ( $0,4-0,6 \mu\text{g l}^{-1}$ ) befand sich bei ca. 40 m. Ergebnisse der Flow-Cytometrie zeigten Cyanophyceae als dominante Klasse.

Etwas anders war die Situation während der POSEIDON-Reise ein Jahr zuvor vom 7.-11. August 1988 im Gebiet bei  $48^\circ \text{N} / 20^\circ \text{W}$ . Die durchmischte Schicht war flacher (ca. 40 m), die Oberflächentemperatur (bei  $15,5^\circ\text{C}$ ) war um mehr als  $3^\circ\text{C}$  niedriger. Ähnlich wie 1989 lagen die Nährsalzkonzentrationen in der euphotischen Zone (ca. 40-50 m) an der Nachweisgrenze (KREMLING, unveröffentlichte Daten). Das nicht sehr stark ausgeprägte Chlorophyll *a*-Maximum ( $0,56 \mu\text{g l}^{-1}$ ) befand sich in 30-40 m Tiefe. Anders als 1989 waren Chlorophyceae mit 38% Chlorophyll *a*-Anteil die dominanten Phytoplankter. Prymnesio- und Chrysophyceae folgten mit je 23%, Dinophyceae mit 13% und Diatomeen mit nur 3%. In der oberen Wasserschicht hatten Prymnesio-, Chryso- und Dinophyceae ihre Maxima, darunter Chlorophyceae. Das Zentrum der Diatomeen lag mit 50 m Tiefe in der Nutrikline. Leider geben VELDHUIS *et al.* (1993) keine Auskunft über die Zusammensetzung des gesamten floristischen Aufbaus der von ihnen untersuchten Phytoplankton-Population. Allerdings spiegelt die Dominanz von Piko- und Nanoplanktern ein System regenerierter Produktion wider. Die mit der *simulated in-situ*-Methode auf POSEIDON gemessene Primärproduktion war mit  $540 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ähnlich wie die im August 1989 (ca.  $560 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Verglichen mit der Frühjahrs-Situation, wo Minimalwerte von  $380 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (*in-situ*) gemessen wurden, scheint dies sehr hoch zu sein. VELDHUIS *et al.* (1993) ermittelten aus ihren parallelen Inkubationen (*simulated in-situ* und *in-situ*) eine Überschätzung der Primärproduktionsmessung mit der simulierten Methode um 75%. Dies führt zu realistischeren Werten für die Ergebnisse der POSEIDON-Expedition.

### Vertikaler Fluß

Wie wirkte sich die oben diskutierte Struktur des trophischen Systems der Wassersäule auf den Export biogenen Materials aus der euphotischen Zone aus?

Da die vom 8.-14. Mai vorgefundene Phytoplankton-Population das Ende einer Frühjahrsblüte darstellte, ergeben sich zwei mögliche Mechanismen der Sedimentation. Zum einen das massenhafte Absinken der Diatomeen durch Aggregatbildung (SMETACEK 1988) und zum anderen der mehr oder weniger hohe Verlust des Primärproduktes via Sedimentation von Fäzes der Zooplankter.

Im ersten Falle wäre in den Sinkstoffen an *a*-Chlorinen überwiegend reines Chlorophyll *a* zu erwarten. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen jedoch ein Übergewicht der Abbauprodukte. Allerdings sind sowohl das hohe Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu Chlorophyll *a* (um 5)

als auch der ermittelte Trend bei den Ergebnissen des Tagesdrifters ohne Formol irreführend. Wie schon weiter oben diskutiert, führten aktiv in die unvergiftete Falle geschwommene Zooplankter zu einem erheblich höheren Beitrag von Phaeophorbidien als in der Falle mit Formol. Deshalb eignen sich die Ergebnisse des Materials aus den fixierten Proben besser zur Interpretation. Danach verhielt sich der Trend im Anteil von Fäzes am Absinkgeschehen in den ersten sieben Tagen invers zur Verlustrate von Chlorophyll *a* aus der Wassersäule. Dies bedeutet, daß der Anteil von mehr oder weniger intakten Phytoplanktonzellen zunahm, wobei weniger die in den oberen Wasserschichten wachsenden Klassen der Prymnesio- und Chrysophyceae als vielmehr die vorwiegend im unteren Teil der euphotischen Zone beheimateten Diatomeen und Chlorophyceae dominierten. Diese beiden Klassen trugen auch nach dem Wasserkörper-Wechsel hauptsächlich zum Export bei.

Allerdings war der Vertikaltransport von organischem Kohlenstoff während des gesamten Zeitraumes stärker von selektivem Absinken der Kotpillen geprägt als von intakten Phytoplanktern. Das zeigt auch der Vergleich der Phaeophorbid zu Chlorophyll *a*-Verhältnisse von Wassersäule und Sinkstoff-Fallen. In der Wassersäule lagen diese Verhältnisse unterhalb von 0,5, während sich die Werte in den Sinkstoffen zwischen anfangs >7 und gegen Ende bei 2 bewegten.

Aus den zu Beginn so hohen Verhältnissen in den Sinkstoffen läßt sich schließen, daß die bis zum 14. Mai bei den Experimenten gewonnenen Kotballen der Zooplankton-Fraktion von 500-1000 µm (überwiegend herbivore Copepoden und deren Copepoditstadien; MORALES 1993) kaum zum Absink-Geschehen beigetragen hatten: sie wiesen ein Verhältnis um 1 auf. Es müssen also die größeren Konsumenten maßgeblich beteiligt gewesen sein, da Mikrozooplankton Chlorophyll *a* oftmals in farblose, nichtfluoreszierende Produkte umwandelt (DALEY 1973, KLEIN *et al.* 1986, BURKILL *et al.* 1987). In Frage kommen hauptsächlich Appendikularien, die bis zum 14. Mai sehr häufig vorkamen (MORALES 1993, LENZ *et al.* 1993). Die Fähigkeit dieser Zooplankter, Partikel bis < 1 µm Größe zu filtrieren, könnte auch die Anwesenheit der Pigmente kleiner, langsamsinkender Phytoplankter wie die der Chlorophyceae in den Sinkstoffen erklären.

Nach dem Wasserkörper-Wechsel waren die Appendikularien aus der Wassersäule verschwunden und die kleineren Zooplankter gewannen an Bedeutung (MORALES 1993). Gleichzeitig erhöhte sich in den gesammelten Kotballen das Verhältnis von Phaeophorbidien zu Chlorophyll *a* auf die zu dieser Zeit gefundenen Verhältnisse in den Sinkstoffen. Dieses deutet auf einen höheren Einfluß der Aktivität dieser Fraktion der Konsumenten auf den Vertikaltransport hin. Am Ende des Experimentes stieg das Verhältnis aber auf Werte zwischen 4,8 und 6,1, dasjenige in den Sinkstoffen verblieb dagegen bei 2. Nach den vorliegenden Daten

liegt die Erklärung darin, daß die Diatomeen ihren Anteil in den Fallen gegenüber der Wassersäule erhöhten, d.h. mehr unabgebautes Chlorophyll *a* in das abgesunkene Material transportierten und somit das Verhältnis verkleinerten.

Das Absinkgeschehen in 300 m zeigte vom Verlauf her ein ähnliches Bild wie in 80 m. Dagegen wies der um durchschnittlich 12% höhere Anteil der Phaeophorbide an den Gesamtchlorinen *a* auf einen größeren Anteil von Fäzes hin. Möglicherweise spielte hier ein aktiver Transport durch Vertikalwanderung der Copepoden der Gattungen *Metridia* und *Pleuromamma* eine größere Rolle (MORALES 1993). Dieser Mechanismus hatte besonders im mittleren Teil des Driftexperimentes größere Bedeutung, was ein Vergleich der Phaeophorbid zu Chlorophyll *a*-Verhältnisse der beiden Tiefen zeigt: Hier erhöhten sie sich in 300 m um mehr als das Doppelte der Verhältnisse in 80 m. Insgesamt erreichten noch 79% der in 80 m abgesunkenen *a*-Chlorine die Fallen in 300 m, aber nur 50% der Markerpigmente. Das Material war also stärker abgebaut. Diese Ergebnisse bestätigen die Vermutung, daß nicht intakte Zellen, sondern Ausscheidungen von Zooplanktern das Absinkgeschehen maßgeblich beeinflussen.

Die geringen Verluste von Chlorophyll *a* aus der Wassersäule von maximal 0,3% für die Tagesdrifter und durchschnittlich 0,57% für den Langzeitdrifter in 80 m, beziehungsweise 0,45% in 300 m, wiesen ebenfalls eher auf ein schon relativ hochvernetztes trophisches System hin. Primär- und Sekundärproduktion waren schon stark gekoppelt, sodaß der Verlust von Nährstoffen durch Absinken stark eingeschränkt wurde. Der Export von partikulärem, organischem Kohlenstoff (POC) lag in 80 m zwischen 1 und 20% der täglichen Primärproduktion (Mittelwert 7,8%), wobei die beiden höchsten Werte von 14 und 20% an den letzten beiden Tagen gefunden wurden, was wahrscheinlich mit dem stürmischen Wetter am Ende des Drift-Experimentes zu tun hatte.

Diese Verlust-Raten sind noch relativ hoch im Vergleich zur Situation vom August 1988: Hier sanken nur 0,007% des Chlorophyll *a* der Wassersäule in die Falle in 150 m ab, die Effizienz der Organismen, Nährstoffe in der produktiven Zone zu halten, war also erheblich höher als im Frühjahr 1989.

Ähnlich geringe Exportproduktion wie während der oben besprochenen Frühjahrssituation fanden STIENEN und BECKMANN (1989) zwischen dem 7. April und dem 11. Mai 1988 im selben Gebiet. Das angetroffene Nährsalzangebot (Nitrat 5-6  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ , Silikat 2-3  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ ) zeigte auch hier, daß ein großer Teil der "neuen" Produktion schon früher stattgefunden haben mußte. Die durchmischte Schicht reichte bis unter 100 m. Die Phytoplankton-Population war dominiert von Bacillariophyceae (Diatomeen), mit Anwesenheit von Cyano-, Dino- und Prymnesiophyceae. Trotz folgender allmählicher Verflachung der durchmischten Schicht auf ca. 30 m kam es zu keiner Akkumulation der Phytoplankton-Biomasse - die Maximalkonzentration von Chlorophyll *a* (ca. 1  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) blieb konstant. Die Primärproduktion

war mit durchschnittlich  $1 \text{ gC m}^{-2}$  relativ hoch, die Verluste von POC hingegen betrugen (in 150 m) nur durchschnittlich 9% dieser Produktion. Die mikroskopische Untersuchung des Sinkstoffs und ihr hohes Phaeopigment zu Chlorophyll *a*-Verhältnis zeigten, daß die Kotballen der in großer Zahl vorhandenen Salpen (*Salpa fusiformis*) für diesen Fluß verantwortlich waren.

#### **Der Partikel-Fluß in 350 m im Jahreszyklus (26. Mai 1988 bis 29. April 1989)**

Zur Diskussion der Ergebnisse der Jahresverankerung, besonders im Zusammenhang mit Rückschlüssen auf das jeweils vorherrschende trophische System in der Wassersäule über der Falle, stellen sich folgende Fragen:

- 1.: Wie stark war das abgesunkene Material mit POC angereichert, d.h. bestand es aus mehr oder weniger nichtorganischem Material wie zum Beispiel Kalk- bzw. Silikatschalen von Foraminiferen und Radiolarien oder Coccolithen (Kalk) und Silikatschalen von Diatomeen? War also das System mehr oder weniger effizient in der Zurückhaltung von Nährstoffen in der produktiven Zone (Verhältnis POC/Massenfluß)?
- 2.: Wie hoch ist das Verhältnis von *a*-Chlorinen zu POC, d.h. der Anteil pflanzlichen Materials am POC-Fluß?
- 3.: Wie stark war der Beitrag von Fäzes am Fluß der Pigmente (Verhältnis Phaeophorbide zu Chlorophyll *a*)?

Erhöhter Massen-Fluß war, gegenüber dem Hintergrund-Fluß, vom 26. Mai bis 9. Juli (1), vom 25. Juli bis 9. August (2), vom 25. August bis 24. Oktober 1988 (3) und vom 25. Februar bis 9. April (4) zu beobachten. Gesteigertes Absinken pflanzlichen Materials (*a*-Chlorine) trat in der Zeit vom 10. bis 24. Juni, vom 25. Juli bis 24. Oktober 1988 und vom 25. Februar bis 9. April 1989 auf.

Im ersten Zeitraum (Frühjahr/Frühsummer 1988) wies das abgesunkene Material zunächst einen relativ hohen POC-Anteil auf. Der Beitrag von Kotballen herbivorer Zooplankter und von pflanzlichem Material war relativ gering, die Pigmente dominiert von Chlorophyll *b* (Chloro-, Prasino- und Prochlorophyceae, also von sehr kleinem Phytoplankton). Aufgrund dieser Tatsachen kann angenommen werden, daß in der produktiven Zone ein System mit regenerierter Produktion und stark vernetztem Nahrungsnetz vorherrschte, welches den Export von POC aber nicht völlig unterbinden konnte. Im weiteren Verlauf (bis Ende Juli 1988) perfektionierte das System seine Retentionsfähigkeit, was aus der starken Verringerung des POC-Anteils am sehr niedrigen Massenfluß ersichtlich ist.



Der zweite Zeitraum (Sommer 1988) war gekennzeichnet durch einen leicht erhöhten Beitrag von POC und  $\alpha$ -Chlorinen zum Massenfluß. Die Markerpigmente zeigten eine erhöhte Diversität, waren aber immer noch dominiert von denjenigen sehr kleiner Phytoplankter. Allerdings deutet das Vorhandensein der Pigmente von Diatomeen und Prymnesiophyceae auf eine Zumischung von neuen Nährsalzen in die euphotische Zone hin. Der Einfluß von Fäzes als Transportmittel für Pigmente blieb relativ gering. Bis Ende August blieb die Situation gleich, nur der Anteil von pflanzlichem Material erhöhte sich.

Der dritte Zeitraum (Spätsommer/Herbst 1988) kann als Weiterentwicklung betrachtet werden. Die Zweiteilung der euphotischen Zone in einen oberen, oligotrophen Teil mit regenerierter Produktion und kleinen Phytoplanktern (Chlorophyll *b*, Lutein/Zeaxanthin) und einen unteren, eutrophen, mit neuer Produktion (Fucoxanthin) dauerte an. Zum ersten Mal traten Peridinin (Dinoflagellaten) und 19-Butanoyloxy-Fucoxanthin (Chrysophyceae) in den Sinkstoffen auf. In der Anfangsphase (25. August bis 9. September) dieser Herbstblüte sanken jeweils etwa 15% des Gesamt-Jahresflusses von POC und  $\alpha$ -Chlorinen ab. Der höchste Anteil an pflanzlichem Material, bei sehr hohem Beitrag von POC zum Gesamtfluß und immer noch niedrigem Einfluß von pigmentierten Fäzes, war im Anschluß (10. bis 24. September) zu beobachten. In diesem Zeitraum sedimentierten 31 bzw. 12% des Jahresflusses der  $\alpha$ -Chlorine und des POC. Danach nahm der absolute Massenfluß und der Anteil des Phytoplanktons kontinuierlich, dessen absoluter Fluß hingegen sehr abrupt ab, und fiel ab November wieder auf sehr geringe Werte zurück. Der Beitrag von POC zum Gesamtfluß blieb bis zu diesem Zeitpunkt hoch.

Es folgte bis 24. Februar eine etwa dreimonatige Winterphase mit geringen Mengen von Sinkstoffen und niedrigem POC- und Pflanzenanteil am Massenfluß. Der Beitrag von Kotballen erhöhte sich während dieser Zeit kontinuierlich.

Die Pigmente des wenig ausgeprägten Massenflusses im Frühjahr 1989 waren bis zu 80% dominiert von Fucoxanthin (Diatomeen). Gleichzeitig erhöhten sich die Beiträge von POC und Pflanzenmaterial zum Gesamtfluß. Auffällig war aber der geringe Beitrag dieser Frühjahrsblüte zum gesamten Jahresfluß. Sie machte nur 19 bzw 10% des Flusses von  $\alpha$ -Chlorinen und POC aus. Eine Erklärung ist im -gegenüber dem Rest des Jahres- hohen relativen Anteil von Fäzes zu suchen. Dieser Anteil zeigt, daß Primärproduzenten und Konsumenten schon stark gekoppelt waren, das Zooplankton war also schon vor Beginn des Frühjahrswachstums des Phytoplanktons aus seinen Überwinterungstiefen emporgewandert.

### 3.5 Gebiet im Bereich der Subarktischen Front (58°N/20°W), Driftexperiment IV (29. Mai - 8. Juni 1989)

#### 3.5.1 Wassersäulen

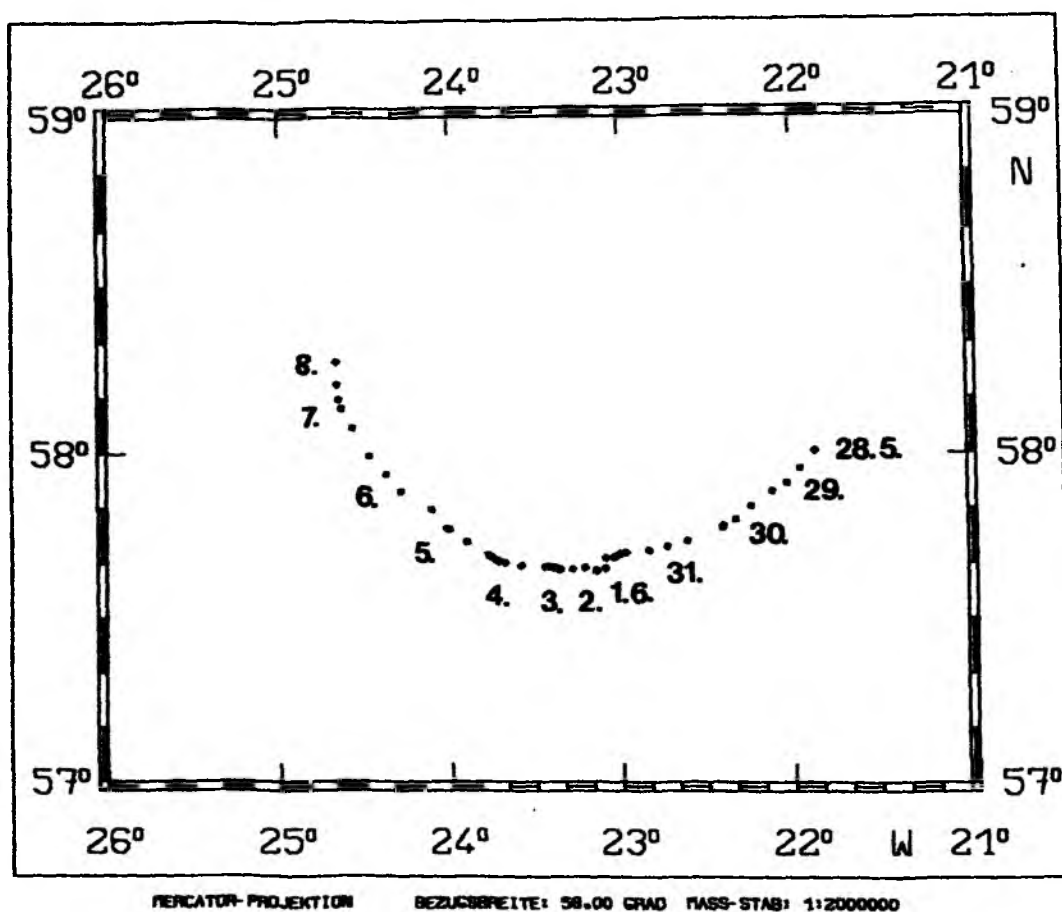


Abb. 40: Driftbahn des Langzeitdrifters bei 58°N

#### Hydrographie

In diesem Gebiet beschrieben die driftenden Sinkstoff-Fallen einen antizyklonalen Halbkreis (Abb. 40). Während der Driftstrecke von etwa 220 km erwärmte sich die obere Wasserschicht von 9,5 auf 10,2°C (Abb. 43), wobei sich die Isotherme für 9,5°C im Laufe des Experimentes auf ca. 25 m absenkte (Abb. 44a). Die saisonale Thermokline war kaum ausgeprägt, da ein Orkan 3 Tage vor Beginn der Meßphase über das Gebiet hinweggezogen war und eine tiefe Durchmischung bewirkt hatte (Abb. 44a).

## Nährsalze

Die Oberflächenkonzentrationen von Nitrat und Silikat waren mit 9,9 bzw. 2,0  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  noch relativ hoch (Abb. 43 und 44b, c). Am Ende lagen sie bei 7,6 bzw. 1,6  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ . Ammonium nahm von 0,3 auf 0,95  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  an der Oberfläche und von 0,3 auf 1,4  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  in 50 m zu (Abb. 44d).

## Biologische Parameter

Zu Beginn dieses elftägigen Driftexperimentes befand sich der Fluoreszenz-Peak in 20 m Tiefe, mit einer Chlorophyll *a* - Konzentration von 1,54  $\mu\text{g l}^{-1}$ , am Ende bei 30 m mit einer solchen von 1,09  $\mu\text{g l}^{-1}$  (Abb. 43). Die zeitliche Entwicklung von Chlorophyll *a* (Abb. 42a) war in diesem Gebiet etwas variabler als bei 47°N: Nach einem starken Rückgang am 2. Tag (30. Mai) erfolgte ein rascher Anstieg und danach ein kontinuierlicher Rückgang. Klare Tiefenmaxima waren nur an wenigen Tagen ausgebildet, meistens lagen die Maximalkonzentrationen an der Oberfläche (Abb. 48).

Die Primärproduktion verringerte sich nach einem Maximum von 890  $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$  auf einen 4 Tage lang etwa gleichbleibenden Wert von ca. 725  $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ . Bis zum Ende schwankte sie dann zwischen 480 und 640  $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Abb. 45a). Ihre vertikalen Maxima lagen immer zwischen 10 und 15 m (Abb. 47), und damit immer im Bereich des Chlorophyll-Maximums.

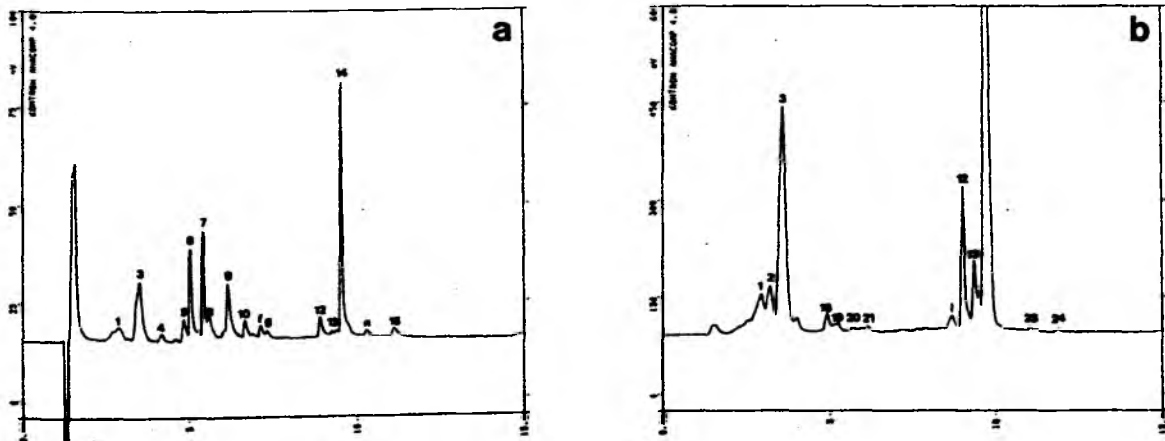


Abb. 41: Beispiel-Chromatogramm aus der Wassersäule in 5 m (7.6.1989), a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

Es kam außer den in DEX III nachgewiesenen gruppenspezifischen Pigmenten auch Prasinoxanthin (Prasinophyceae) vor, sodaß die Phytoplankton-Gemeinschaft in diesem Fall diverser war (Abb. 41).

Fucoxanthin hatte anfangs eine Maximalkonzentration von  $0,35 \mu\text{g l}^{-1}$  (20m) und am Ende lag diese bei  $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$  (30m). Eine Zunahme der Maximalkonzentrationen war bei Chlorophyll *b* (0,18 auf  $0,23 \mu\text{g l}^{-1}$ , beide in 30m) und Prasinoxanthin (0,04 auf  $0,07 \mu\text{g l}^{-1}$ , in 20 bzw. 30m) zu verzeichnen. Alloxanthin behielt seine Anfangskonzentration von  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  bei (5m), Peridinin erhöhte sich von 0,01 auf  $0,02 \mu\text{g l}^{-1}$  (5m). 19-Butanoyl- nahm von 0,09 auf  $0,04 \mu\text{g l}^{-1}$  (20m) und 19-Hexanoyl-oxy-Fucoxanthin von 0,28 (20m) auf  $0,16 \mu\text{g l}^{-1}$  ab (5m) (Abb. 43).

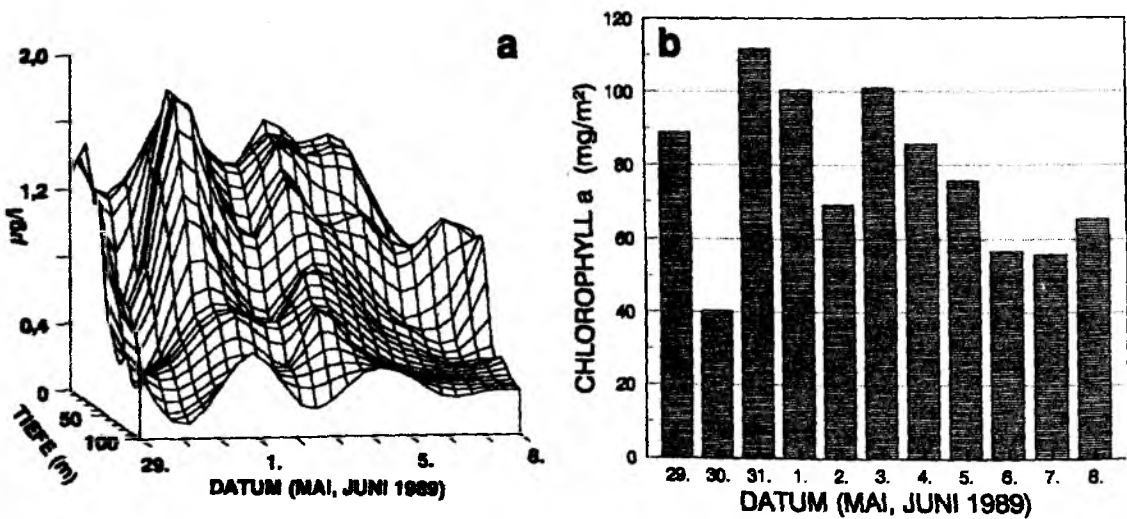


Abb. 42: Chlorophyll *a* während DEX IV. a: Verlauf der vertikalen Verteilung, b: integriert bis 100 m

Wie aus Abb. 45b ersichtlich, blieben die Diatomeen mit 40 bis 70% Chlorophyll *a*-Anteil die dominierende Gruppe. Prymnesiophyceae und Prasinophyceae stellten die zweitwichtigsten Gruppen dar, gefolgt von Chryso- und Cryptophyceae. Chlorophyceae trugen nur am Anfang zu einem geringen Teil zum Chlorophyll *a*-Gehalt der Wassersäule bei. Die Dinophyceae traten nur gegen Ende etwas stärker in Erscheinung.

Im Gegensatz zum Gebiet bei  $47^\circ\text{N}$  (DEXIII) war hier weder ein Trend, noch eine so abrupte Veränderung in der Zusammensetzung und Lage der Chlorophyll-Maxima zu erkennen (Abb. 48 und 49). Die Zusammensetzung war zwischen den einzelnen Taxa sehr ausgewogen, es war keine der Gruppen so ausgeprägt dominant wie bei  $47^\circ\text{N}$ .

---

In der obersten Wasserschicht lagen die Populationszentren der Crypto - und Prymnesiophyceae und knapp darunter diejenigen der Dino - und Chrysophyceae (Abb. 46). Das Zentrum der Prasinophyceae reichte tiefer und die Diatomeen hielten sich im unteren Bereich der euphotischen Zone auf (Abb. 47).

Die vertikalen Maxima der Phaeophorbide *a* veränderten ihre Lage relativ zu jenen von Chlorophyll *a* ab dem 1. Juni (Abb. 48). Wie bei DEX III war die Lage der Konzentrationszentren der Phaeophorbide ähnlich wie die der Populationszentren der Diatomeen (vergl. Abb. 47 und Abb. 50b).

Das Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu Chlorophyll *a*, also der Freßdruck des Meso- und Makrozooplanktons (s.o.), war in diesem Gebiet nicht so hoch wie im Mai bei 47°N/20°W (Abb. 50a). Nach einem Maximum am 30. Mai und einem Minimum am 31. Mai war ein Anstieg bis zum Ende des Driftexperimentes zu beobachten.

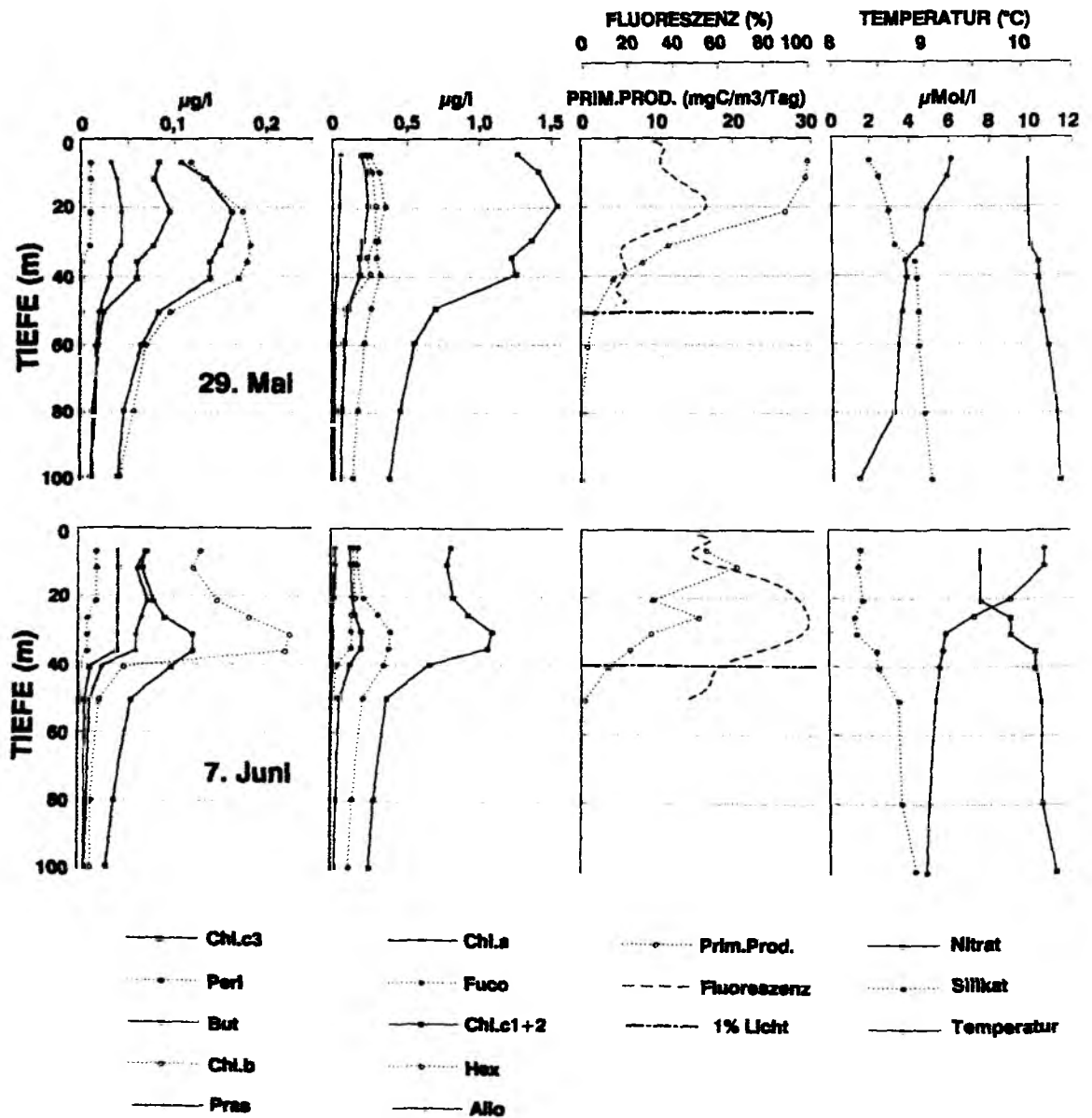


Abb. 43: Vertikalprofile der Markerpigmente, von Chlorophyll a, Fluoreszenz, Primärproduktion, Temperatur und Nährsalzen am Anfang und am Ende von DEX IV (Primärproduktion: STIENEN, unveröffentlichte Daten)

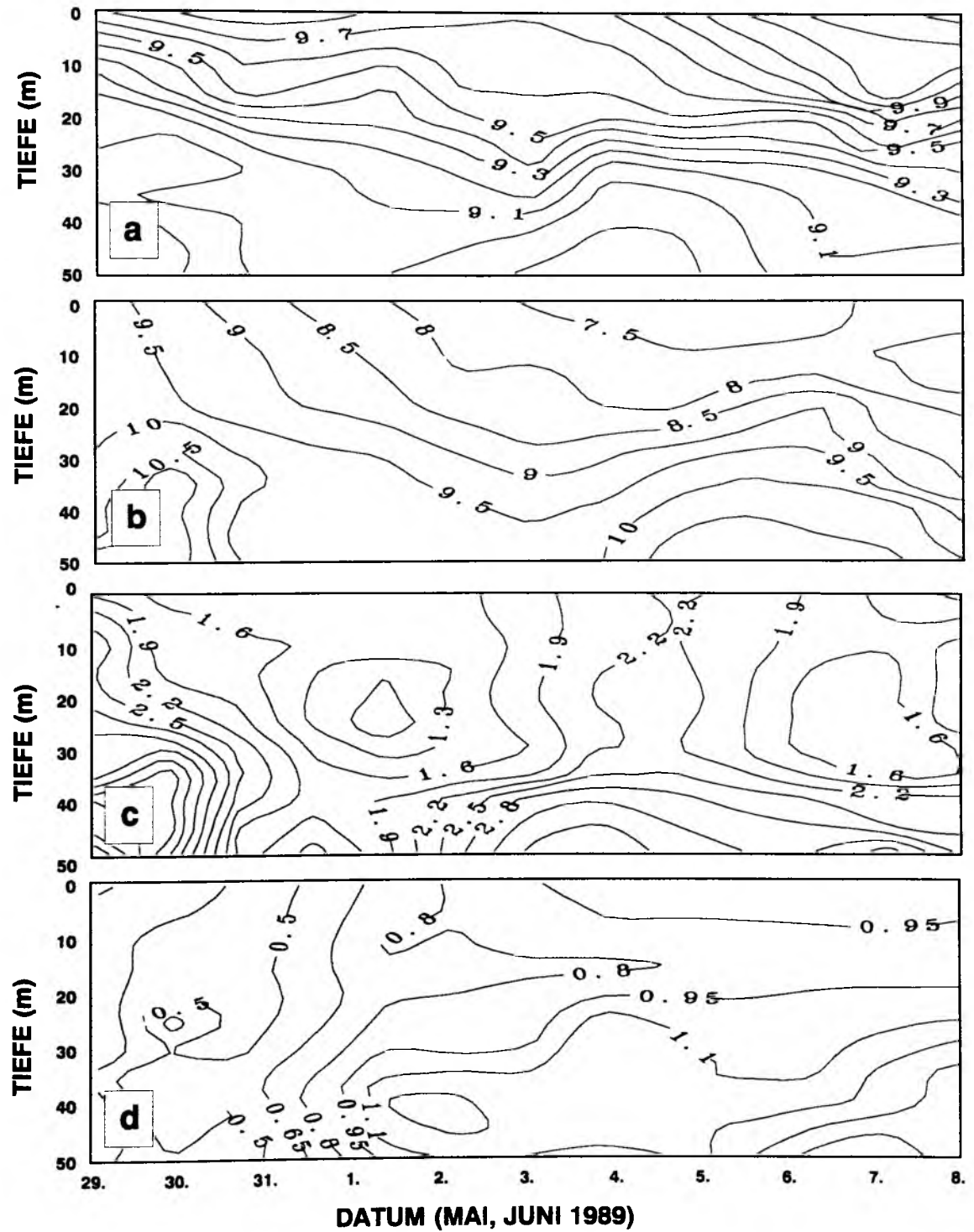


Abb. 44: Isoplethen für a: Temperatur, b: Nitrat, c: Silikat, d: Ammonium während DEX IV (DECKERS 1991)

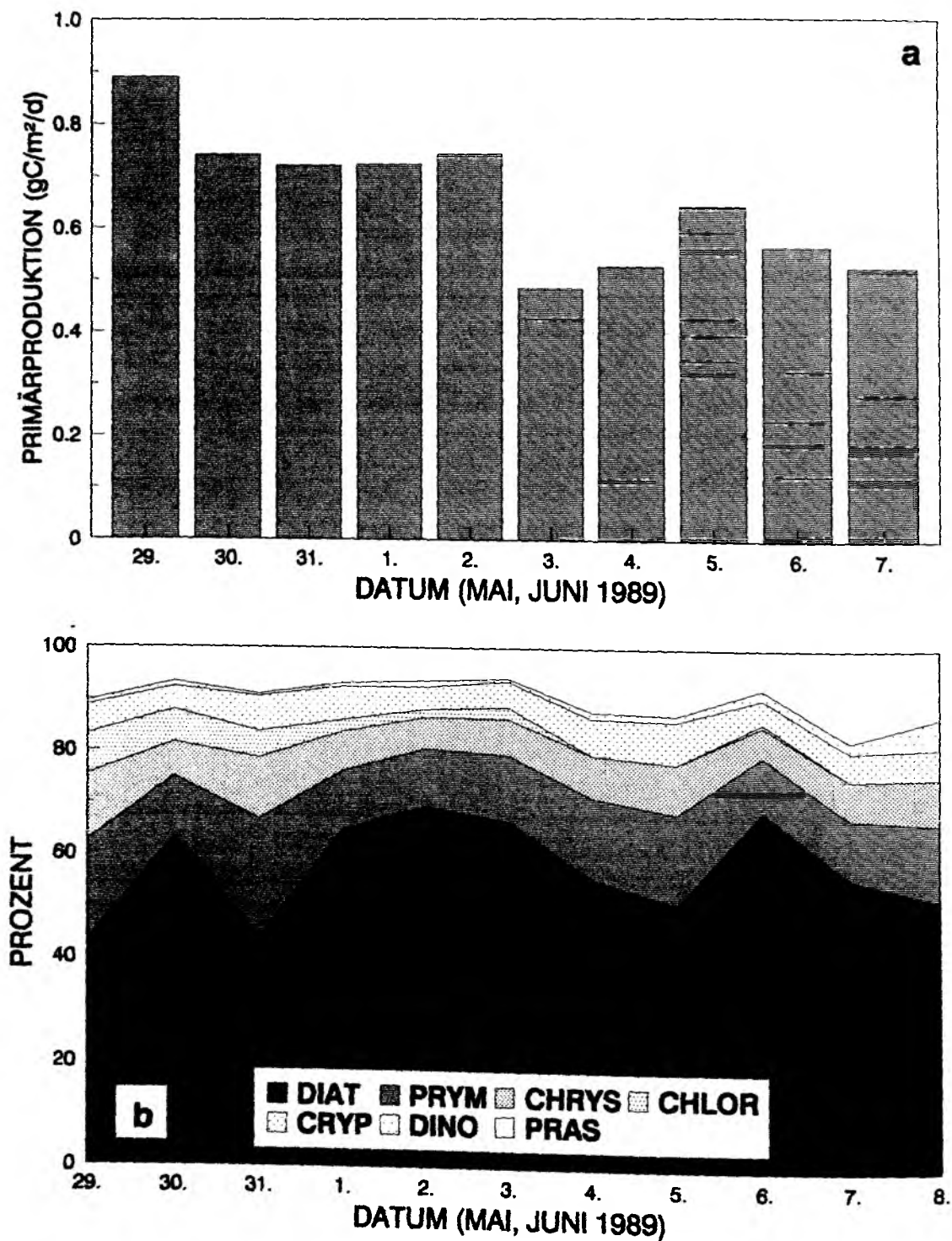


Abb. 45: a: Primärproduktion (nach ZEITZSCHEL et al. 1990), b: Prozentualer Anteil der einzelnen Phytoplanktongruppen am Gesamtchlorophyll während DEX IV



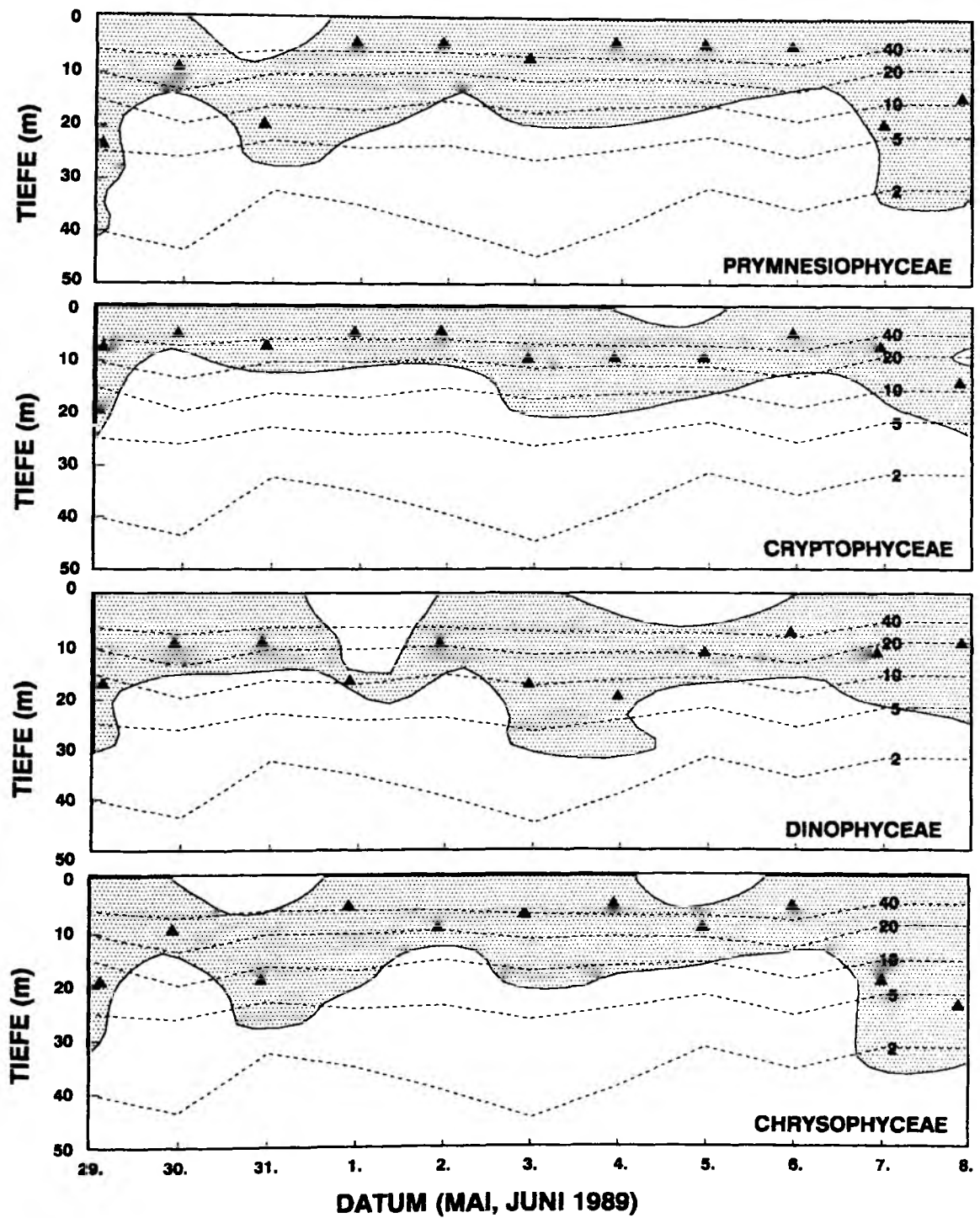


Abb. 46: Vertikale Populationszentren der einzelnen Gruppen

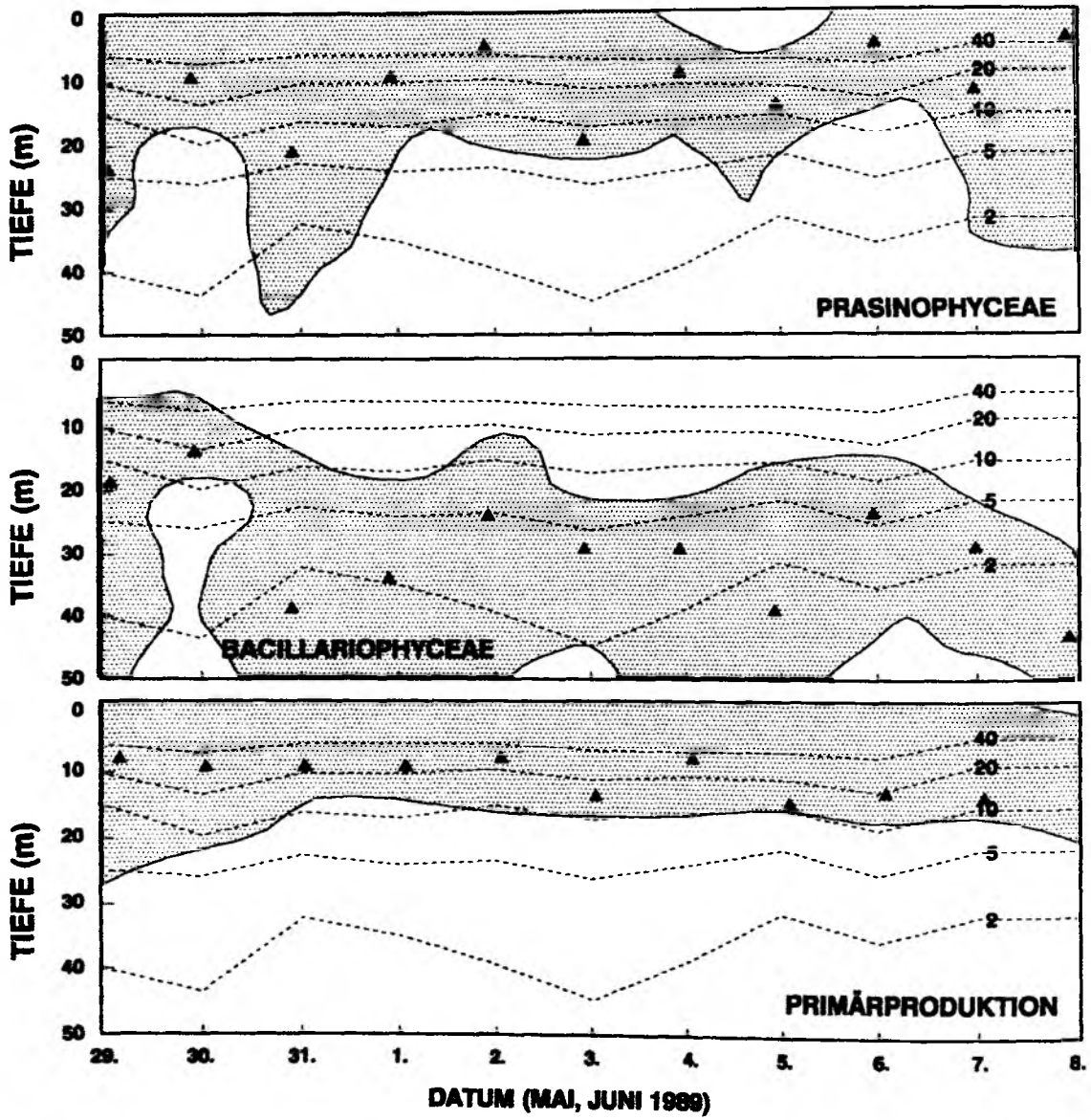


Abb. 47: Vertikale Populationszentren der einzelnen Gruppen und prozentuale Verteilung der Primärproduktion

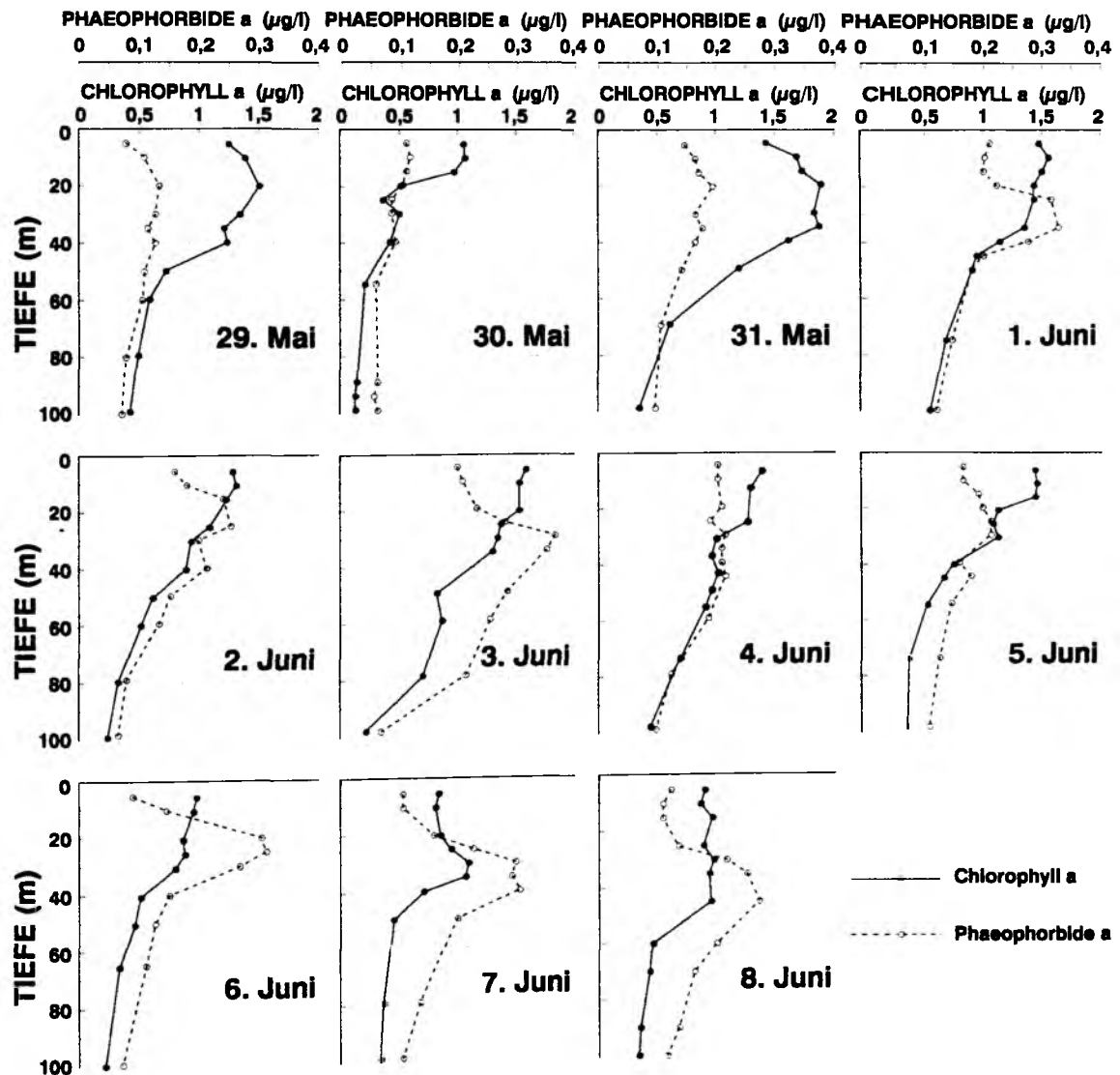


Abb. 48: Vertikalprofile von Chlorophyll a und Phaeophorbiden a während DEX IV

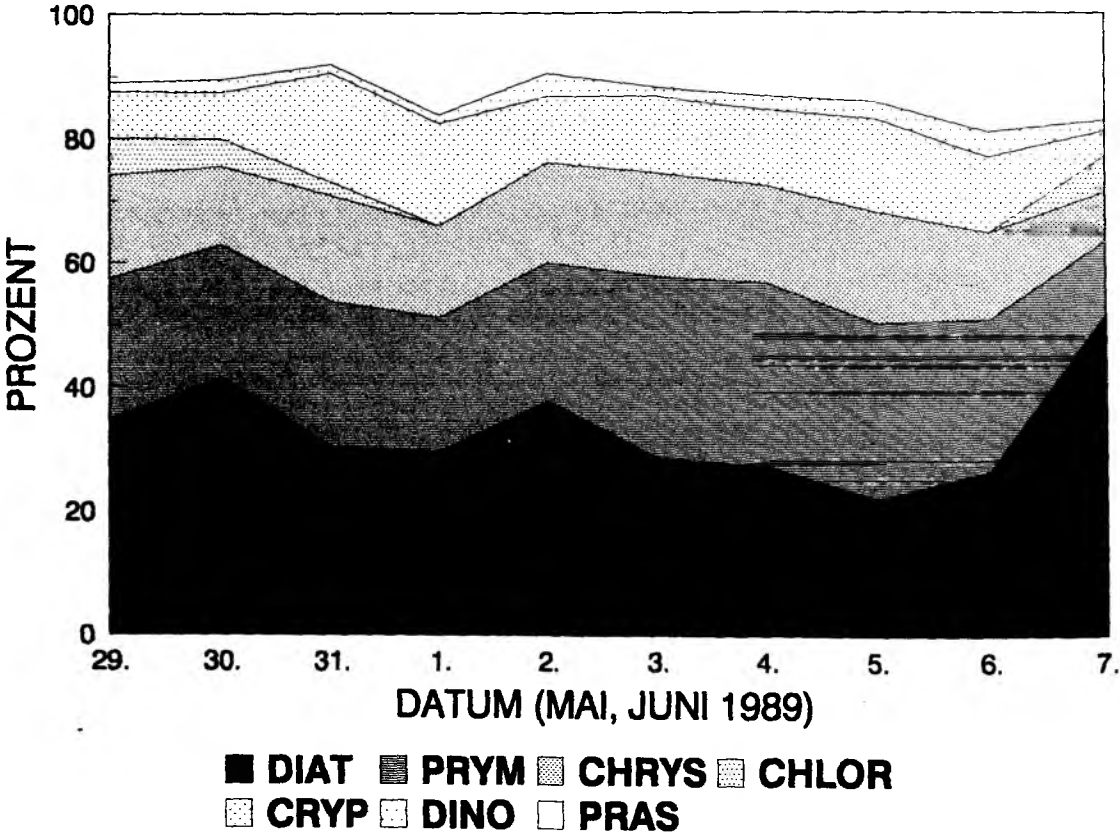


Abb. 49: Anteil der einzelnen Phytoplankton-Taxa im Chlorophyll-Maximum während DEX IV

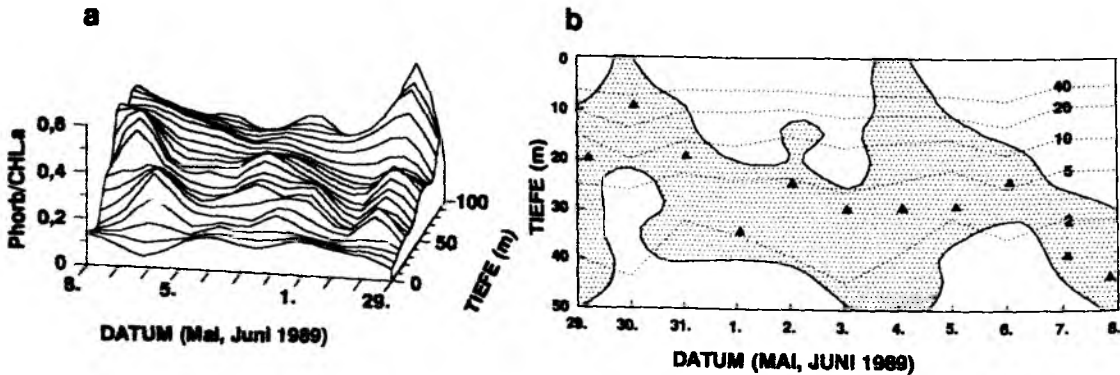


Abb. 50: a: Vertikalverteilung des Freßdruckes, b: vertikales Verteilungszentrum der Phaeophorbide a

### 3.5.2 Vertikaler Fluß

#### Tagesdrifter ohne Formalin

Diese Sinkstoff-Falle driftete in 100 m.

In diesem Gebiet war während der ersten beiden Tagen ein pulsartiges Absinken von bis über 2 mg *a*-Chlorinen zu beobachten (Abb. 52a). Aber auch danach blieb deren absoluter Fluß im Durchschnitt etwa doppelt so hoch wie bei DEX III. Von dem in der Wassersäule über der Falle vorhandenen Chlorophyll *a* waren an den ersten beiden Tagen bis zu 3,8% sedimentiert, was mehr als das 10-fache des Maximalwertes von DEX III bedeutet (Abb. 52b). Wie die absolute Absinkrate war auch die relative an den übrigen Tagen etwa doppelt so groß wie während DEX III. Die durchschnittliche Rate lag bei 0,69%.

Der Anteil von Fäzes in der Falle war besonders am ersten Tag (29. Mai, Abb. 53a) erheblich geringer als in den Fallen von DEX III. Bis zum 5. Juni war ein Trend zu höherem Einfluß des Grazings auf das Absinkgeschehen zu beobachten. Danach schwächte sich dieser Einfluß etwas ab. Am letzten Tag stieg er wieder etwas an.

Die Umrechnung der in den Sinkstoff-Fallen gefundenen Markerpigmente in Chlorophyll *a*-Äquivalente zeigt, daß der größte Teil der abgesunkenen Phytoplankton-Biomasse, durchschnittlich 89%, von Diatomeen stammte (Abb. 52c und 54a). Etwa 6% gingen auf Prasinophyceae, der Rest auf Prymnesio- und Chrysophyceae zurück.

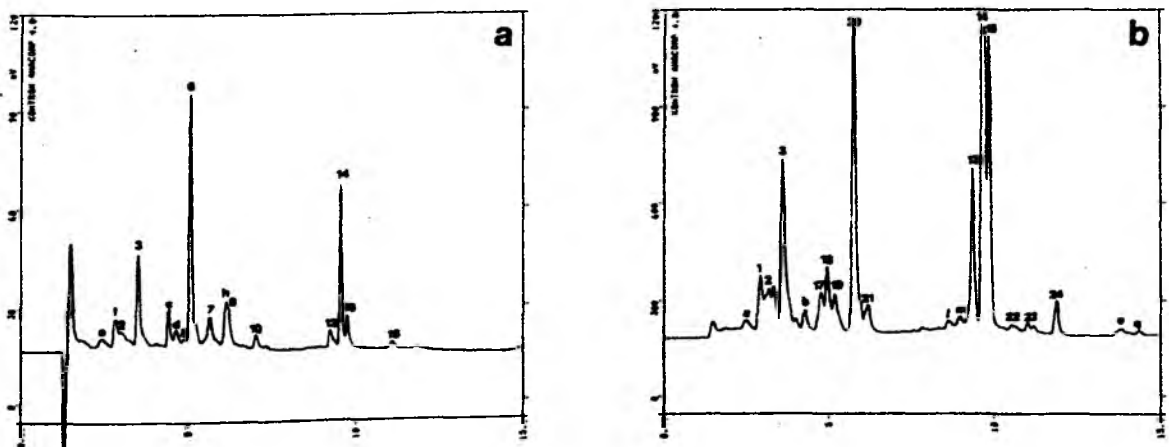


Abb. 51: Beispiel-Chromatogramm der Sinkstoffe aus 100 m (30.5.1989), a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

### Tagesdrifter mit Formalin

Auch in diesem Gebiet war das Bild des Absinkgeschehens des fixierten Probenmaterials des Tagesdrifters vergleichbar mit dem des unfixierten (Abb. 52a und 53b). Hier wurden durchschnittlich 85% der *a*-Chlorine konserviert. Die starke, pulsartige Sedimentation während der ersten beiden Tage brachte 65% des Gesamt-Flusses ( $\Sigma = 4579 \mu\text{g}$ ) in die Falle. Der Anteil von reinem Chlorophyll *a* und Phaeophytinen *a* war größer, der von Phaeophorbiden *a* kleiner als in den unfixierten Proben des Tagesdrifters (Abb. 54b). Die mittlere Absinkrate betrug für diese Falle 0,59% des gesamten Chlorophylls in der Wassersäule über der Falle. Das Verhältnis der Phaeophorbide zu Chlorophyll *a* zeigte im Gegensatz zum nicht fixierten Material keinen klaren Trend und durchweg niedrigere Werte ( $\approx 2$ , Abb. 53a).

An klassenspezifischen Pigmenten konnten nur Fucoxanthin und Chlorophyll *b* nachgewiesen werden. 80% trugen Diatomeen, 20% Prasinophyceae bei (Abb. 54a). Insgesamt wurden in dieser Falle nur 50% der Menge der Markerpigmente in den nicht fixierten Proben des Tagesdrifters konserviert.

### Langzeitdrifter

Für dieses Experiment standen in beiden Tiefen (100 und 300 m) Multifallen zur Verfügung.

Der Verlauf des Sedimentationsgeschehens (Abb. 53c) und des Verhältnisses von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* (Abb. 53a) in 100 m war mit den Messungen des Tagesdrifters mit Formol gut vergleichbar. Die Konservierungseffizienz des Formalins erwies sich für diese Proben mit durchschnittlich 96% als sehr gut. Der mittlere Anteil von reinem Chlorophyll *a* und Phaeophytinen *a* war gegenüber den nicht konservierten Proben des Tagesdrifters etwas höher, derjenige der Phaeophorbide etwas niedriger (Abb. 54b).

Die durchschnittliche Absinkrate lag mit 0,67% nahe bei der Rate des Tagesdrifters ohne Formalin.

Das Bild der Sedimentation in 300 m Tiefe war in diesem Gebiet recht verschieden von dem in 100 m (Abb. 53d). Hier konnten noch 91% (bezogen auf den Langzeitdrifter) bzw. 88% (bezogen auf den Tagesdrifter ohne Formol) der in 100 m abgesunkenen *a*-Chlorine nachgewiesen werden.

Im Durchschnitt sanken 0,61% des Chlorophyll *a* der Wassersäule in 300 m Tiefe ab.

Der Anteil der Phaeophorbide *a* war hier etwas höher, der von Chlorophyll *a* etwas niedriger als im Material des Langzeitdrifters in 100 m (Abb. 54b). Bis einschließlich 1. Juni zeigte das

Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* bis zu 4 mal höhere Werte als in 100 m. Danach folgt es dem Verlauf des Trends im Tages- und Langzeitdrifter (jeweil mit Formol, Abb. 53a).

Der über die klassenspezifischen Pigmente bestimmte Beitrag der Diatomeen zur Gesamtsedimentation dieser Pigmente lag in 100 m bei 89%, in 300 m bei 85%, derjenige der Prasinophyceae bei 11% bzw. 15% (Abb. 54a).

In die Falle in 300 m Tiefe sedimentierten noch 86% der Markerpigmente, die in 100 m abgesunken waren.

Gegenüber den unfixierten Proben des Tagesdrifters waren im Langzeitdrifter aus 100 m noch 54% der Summe dieser Pigmente nachzuweisen, vom fixierten Material des Tagesdrifters 107%.

#### **Jahresverankerung (25. Juni 1989 - 27. Juni 1990)**

Diese Verankerung war bei 58° 59,2' N und 21° 01,4' W ausgelegt. Für die Messung biologischer Parameter stand eine Sinkstoff-Falle in 500 m Tiefe zur Verfügung.

Der Jahresgang zeigte für den Massenfluß relativ hohe Werte zwischen dem 25. Juni und 14. Oktober 1989, unterbrochen nur von Mitte bis Ende August (Abb. 55a). Für die *a*-Chlorine waren relativ hohe Raten zwischen dem 17. September und 14. Oktober zu erkennen (Abb. 55b). In diesem Zeitraum sanken 50% der während der gesamten Exposition der Verankerung sedimentierten *a*-Chlorine ab ( $\Sigma = 1304 \mu\text{g}$ ). Besonders geringe Mengen sanken von Ende November 1989 bis Ende Juni 1990 ab. Es konnte demnach nur eine Herbst- aber keine Frühlingsblüte festgestellt werden.

In Bezug auf die klassenspezifischen Pigmente war der hohe Anteil der Diatomeen und der Chlorophyll *b*-besitzenden Phytoplankter (Prasino- bzw. Chlorophyceae) auffällig (Abb. 56a). Von den beiden letztgenannten Klassen ist bekannt, daß sie zum Teil große, schnell sinkende Cysten bilden können (TAYLOR 1980). Prymnesio- und Chrysophyceae sanken nur im August ab, Dinophyceae im August und September. Cyanophyceae trugen besonders im August zum Fluß bei, sedimentierten aber auch im Juli und von September bis Ende Oktober. Von Mitte März bis Mitte Mai konnten keine Markerpigmente nachgewiesen werden. Die Sedimentation von partikulärem Silikat und dem Chlorophyll *a* der Diatomeen zeigte eine relative Parallelität (Abb. 57)

Der Anteil von Fäzes war besonders niedrig zwischen dem 6. August und 2. September und am größten zwischen dem 17. September und 28. Oktober (Abb. 56b).

Auch in diesem Gebiet war der Fluß der  $\alpha$ -Chlorine nicht mit dem POC-Fluß gekoppelt (Abb. 56b). Ihr Anteil war besonders hoch von Mitte September bis Anfang Oktober, zu Anfang November und Ende Dezember 1989.

Besonders stark mit POC angereicherte Partikel bildeten das im Zeitraum vom 17. bis 30. September 1989 abgesunkene Material. Hier betrug der Anteil des POC am Gesamt-Fluß 51% und es waren 31% des gesamten Jahres-Flusses von POC sedimentiert ( $\Sigma = 1098$  mg). Eine POC-Anreicherung konnte auch in der Zeit vom 24. Dezember 1989 bis 17. März 1990 festgestellt werden. Insgesamt lag der Beitrag vom POC zum Partikelfluß bei 15%.



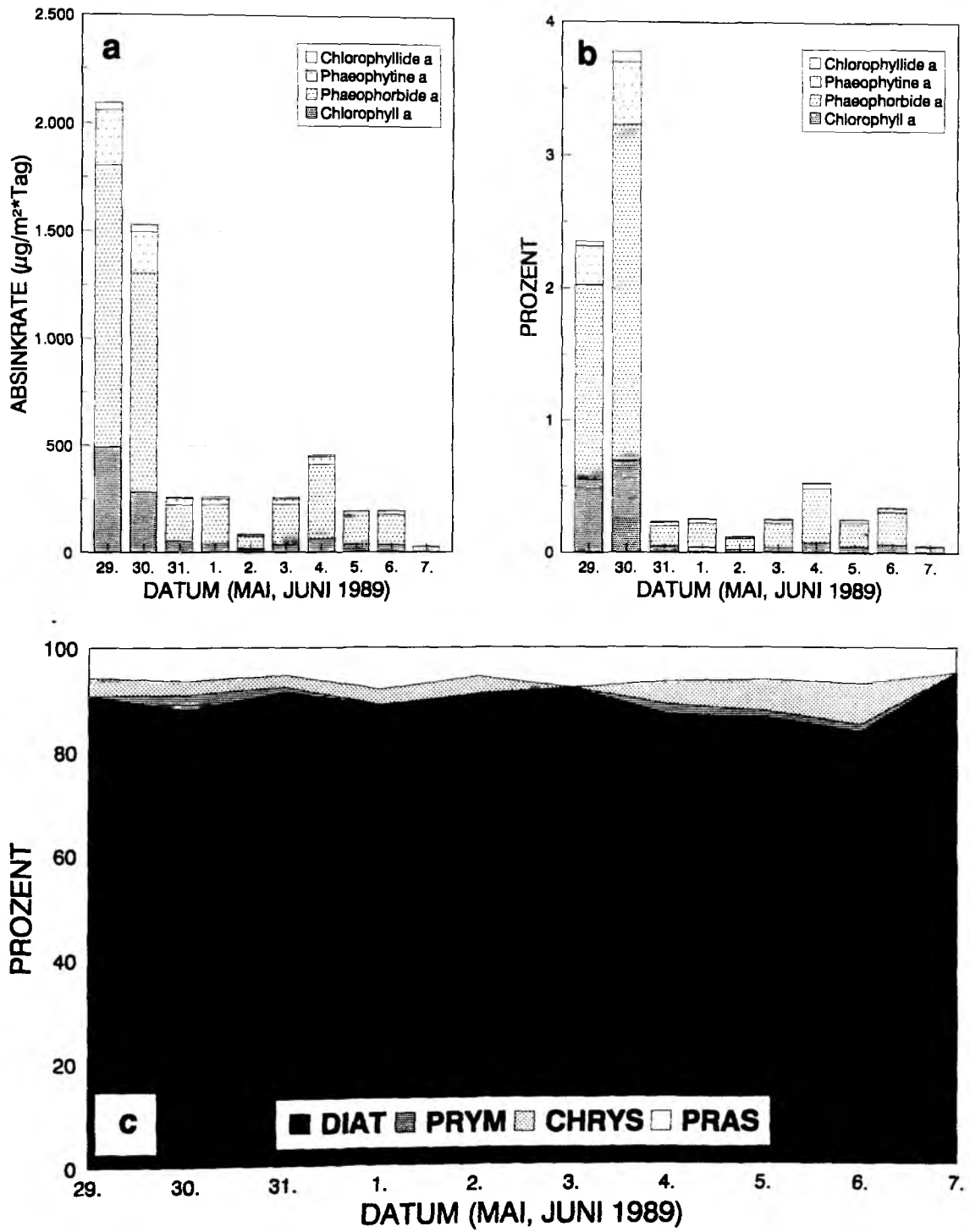


Abb. 52: Tagesdrifter ohne Formol: a: Fluß von Chlorophyll a und seinen Derivaten, b: Verlust aus der Wassersäule, c: prozentualer Anteil der einzelnen Gruppen am Gesamtchlorophyll

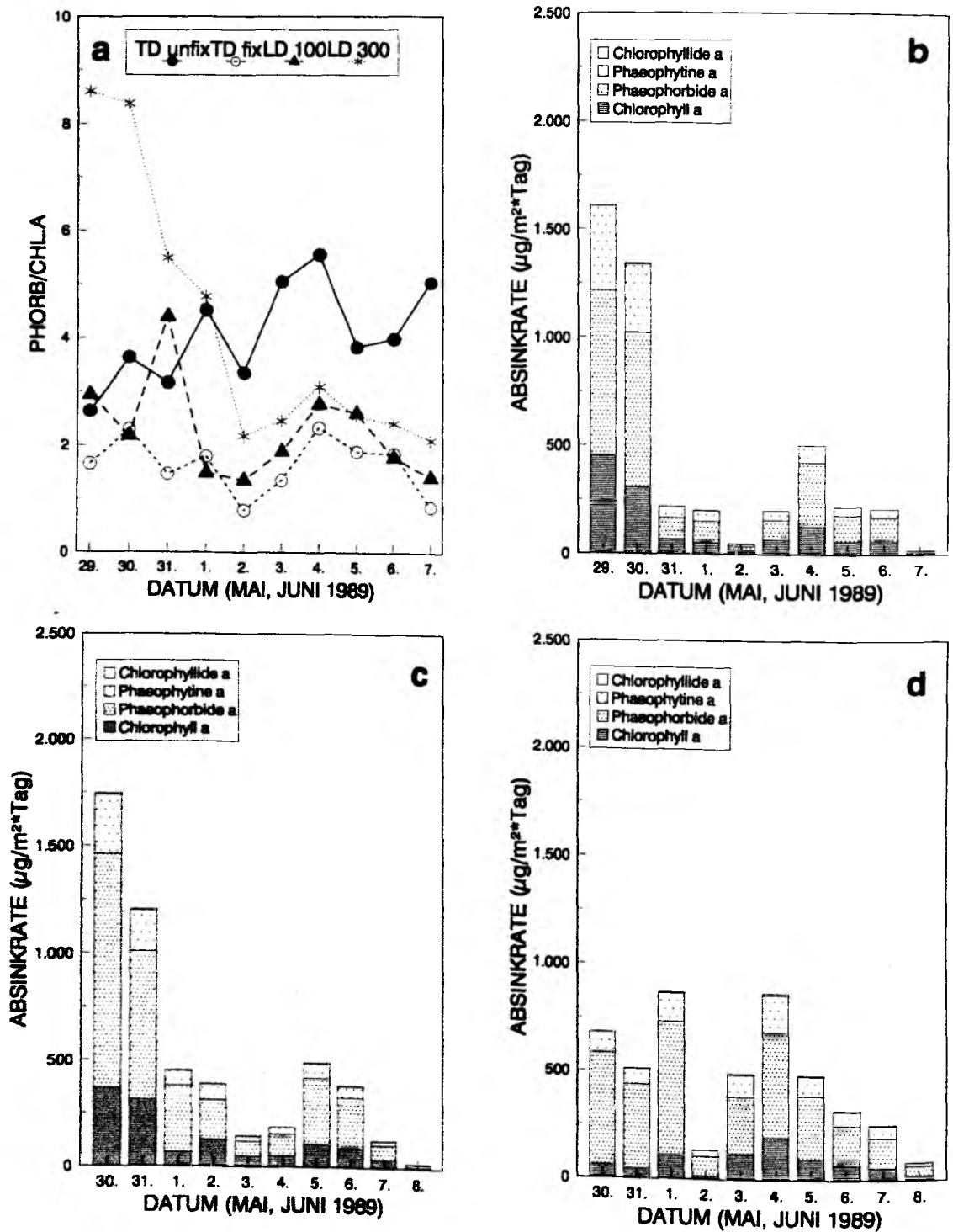


Abb. 53: a: Einfluß des Grazings auf den vertikalen Fluß (Tages- und Langzeitdrifter); Export von Chlorophyll a und seinen Derivaten in b: den Tagesdrifter mit Formol, c: in den Langzeitdrifter in 100 und d: in den Langzeitdrifter in 300 m Tiefe

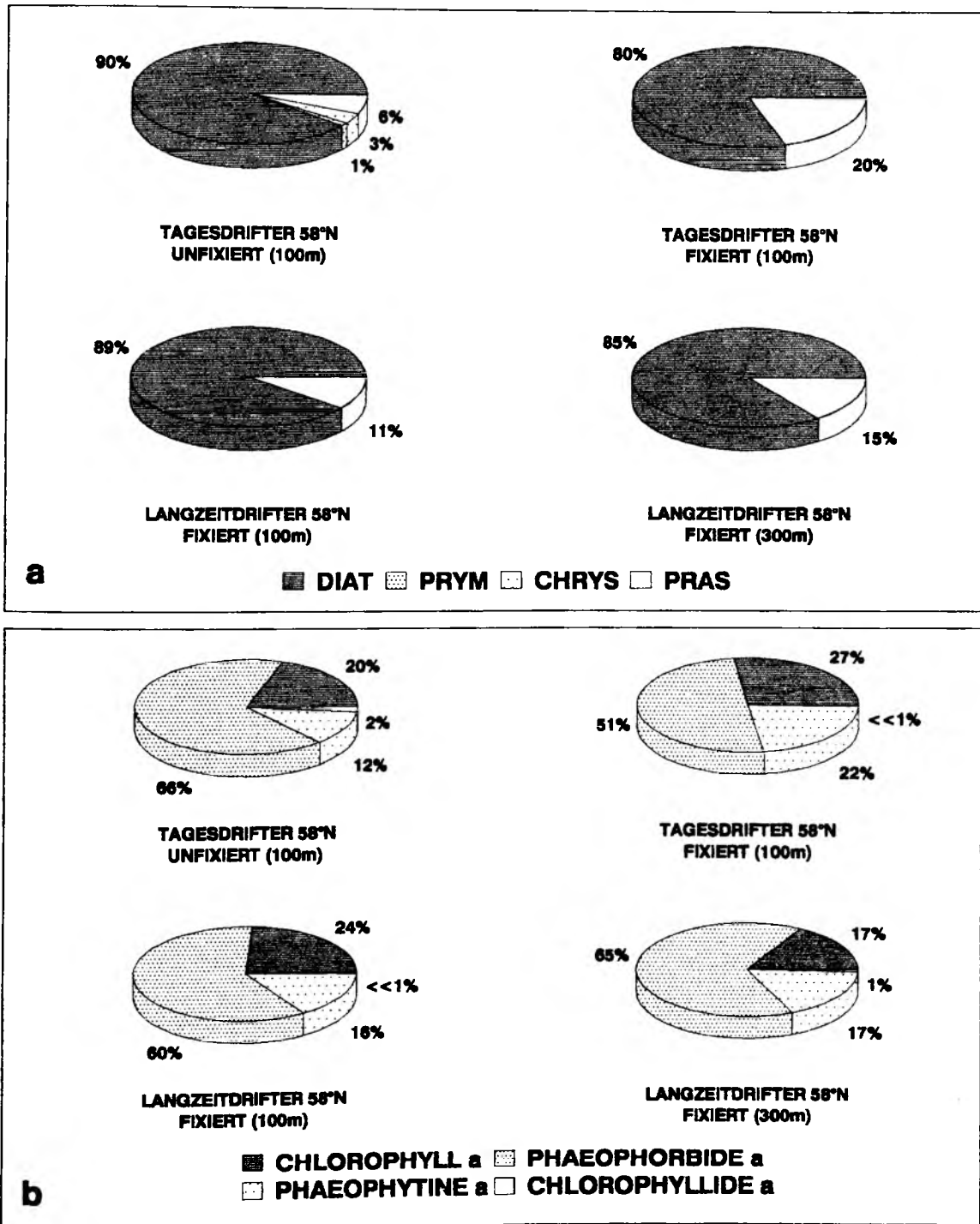


Abb. 54: Prozentualer Anteil der a: einzelnen Klassen und b: von Chlorophyll a und seinen Derivaten am Gesamtfluß während DEX IV

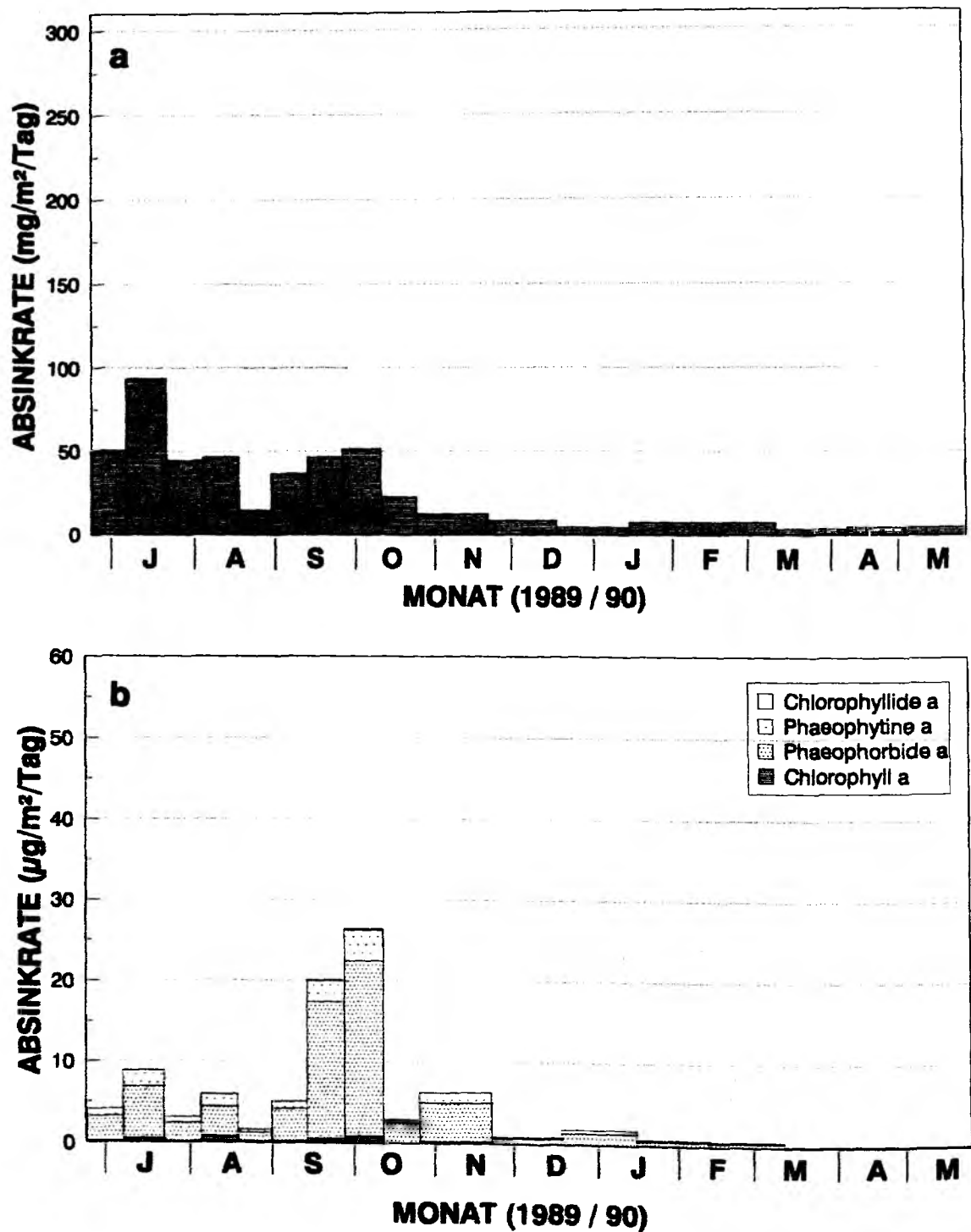


Abb. 55: Jahresverankerung bei 59°N/21°W; a: Massenfluß (STIENEN, unveröffentlichte Daten) und b: Fluß von Chlorophyll a und seinen Derivaten. Als Skalen wurden der Vergleichbarkeit halber dieselben wie für 47°N gewählt.

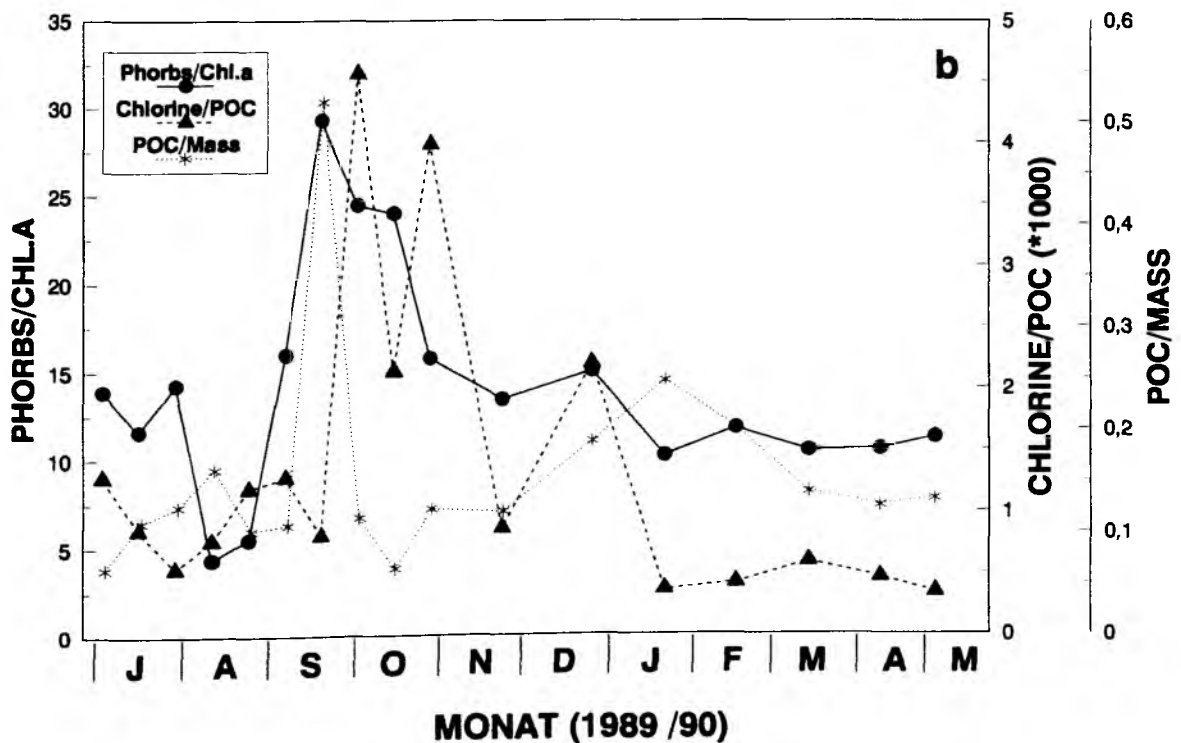
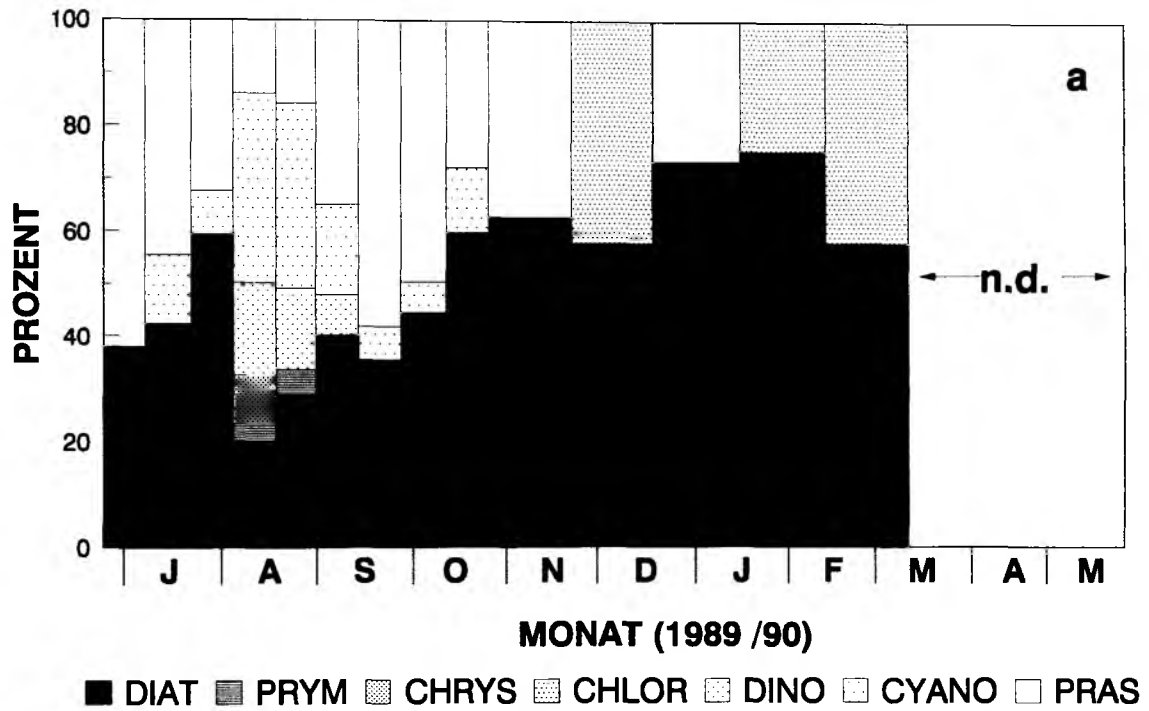


Abb. 56: Jahresverankerung bei 59°N/21°W; a: Prozentualer Anteil der einzelnen Klassen am Fluß und b: Einfluß des Grazings auf den Vertikaltransport, Anteil der Chlorine am POC-Fluß und von POC am Massenfluß (POC und Massenfluß: STIENEN, unveröffentlichte Daten)

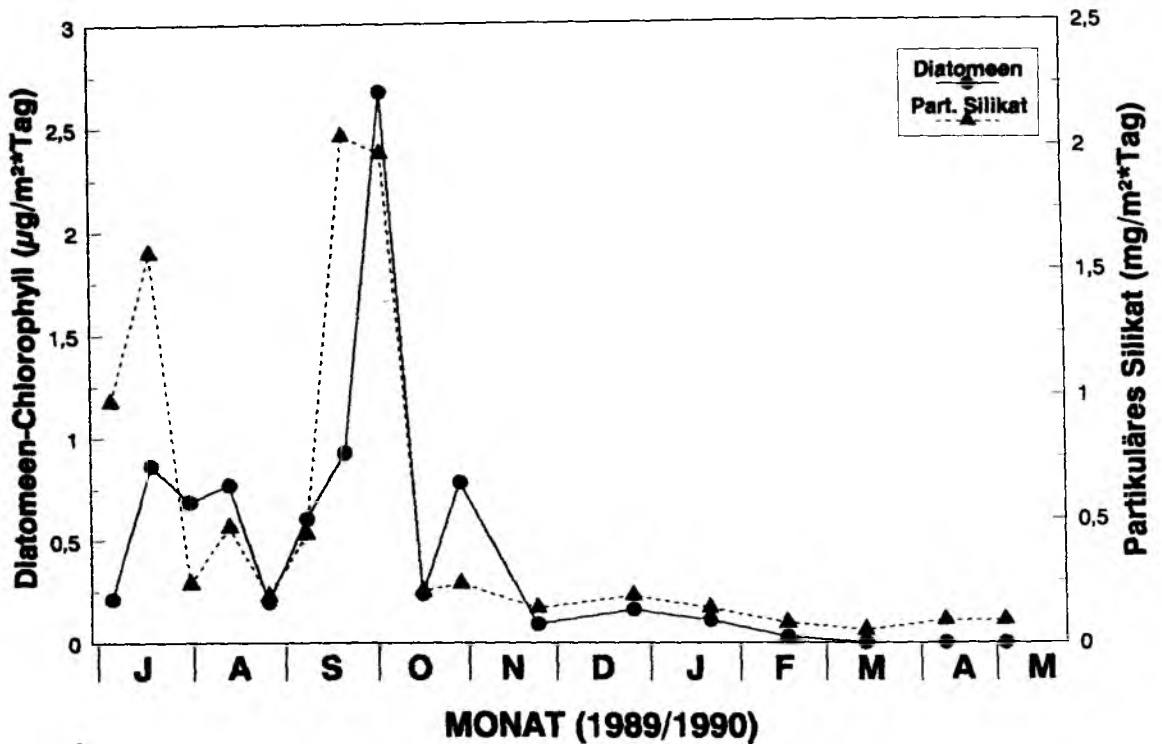


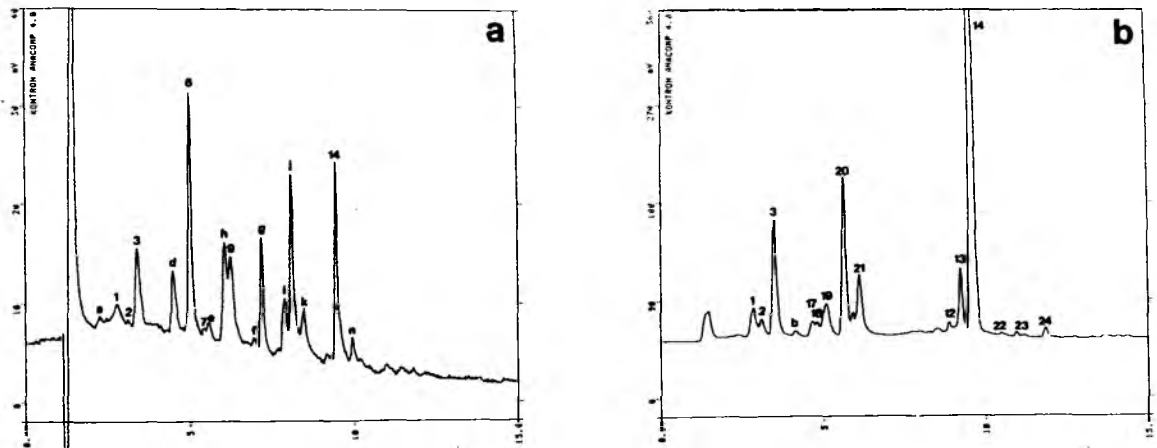
Abb. 57: Jahresverankerung bei 59°N/21°W; Fluß des partikulären Silikats (STIENEN, unveröffentlichte Daten) und des Diatomeen-Chlorophyll *a*

### 3.5.3 Kotballen

Von den in der Wassersäule meßbaren Markerpigmenten fehlte nur 19-Butanoyl-oxy-Fucoxanthin (Chrysophyceae) in den gesammelten Kotballen (Abb. 59a, vergl. Abb. 45b). Die Zooplankter der für die Experimente verwendeten Größenklasse bevorzugten hier Diatomeen, was ihr höherer Anteil gegenüber der Wassersäule zeigt. Prymnesiophyceae waren nicht so stark vertreten, Chloro- und Dinophyceae nur an wenigen Tagen. Prasinophyceae wurden wie Diatomeen bevorzugt gefressen, konnten allerdings nur vom 30. Mai bis zum 3. Juni nachgewiesen werden.

Die absoluten Mengen von Chlorophyll *a* und seinen Derivaten zeigten keinen Trend, nur am 29. und 31. Mai wurde mehr als an den übrigen Tagen gemessen (Abb. 59b). Das Verhältnis von Phaeophorbiden *a* zu Chlorophyll *a* zeigt ebenfalls keinen klaren Trend und schwankt zwischen ca. 2 und 7.

Wie schon in den Experimenten bei 47°N wurde Chlorophyll *a* bevorzugt in Phaeophorbide umgewandelt. Ihr Beitrag zu den *a*-Chlorinen war  $68 \pm 6,4\%$ . Chlorophyllide und Phaeophytine waren auch hier keine wichtigen Abbauprodukte, ihr Anteil lag bei  $1,0 \pm 0,2\%$  bzw.  $5,8 \pm 2,4\%$ . Unabgebautes Chlorophyll war noch zu  $25 \pm 7,4\%$  in den Kotballen vorhanden.



**Abb. 58:** Beispiel-Chromatogramm der Kotballen vom 4.6.1989, a: Absorption, b: Fluoreszenz. Zur Peakidentifikation siehe Tab. 10

Carotinoide wurden auch von dieser Zooplankton-Gemeinschaft schneller ab- bzw. umgebaut als die *a*-Chlorine: Es waren nur  $41 \pm 10\%$  dieser mit der Summe der aus den Markerpigmenten berechneten Chlorophyll *a* - Äquivalenten erklärbar.

Aus Abb. 59c ist ersichtlich, daß die carnivore Ernährungsweise im Verlauf des Experimentes zunahm und ausgeprägter war als bei 47°N.

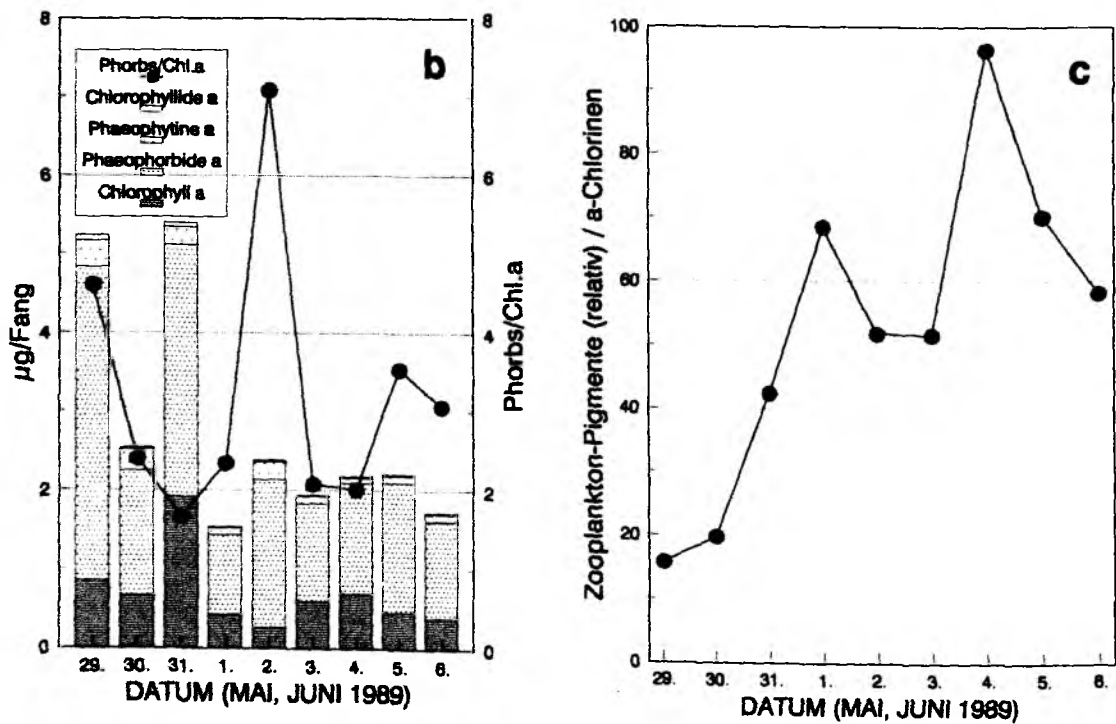
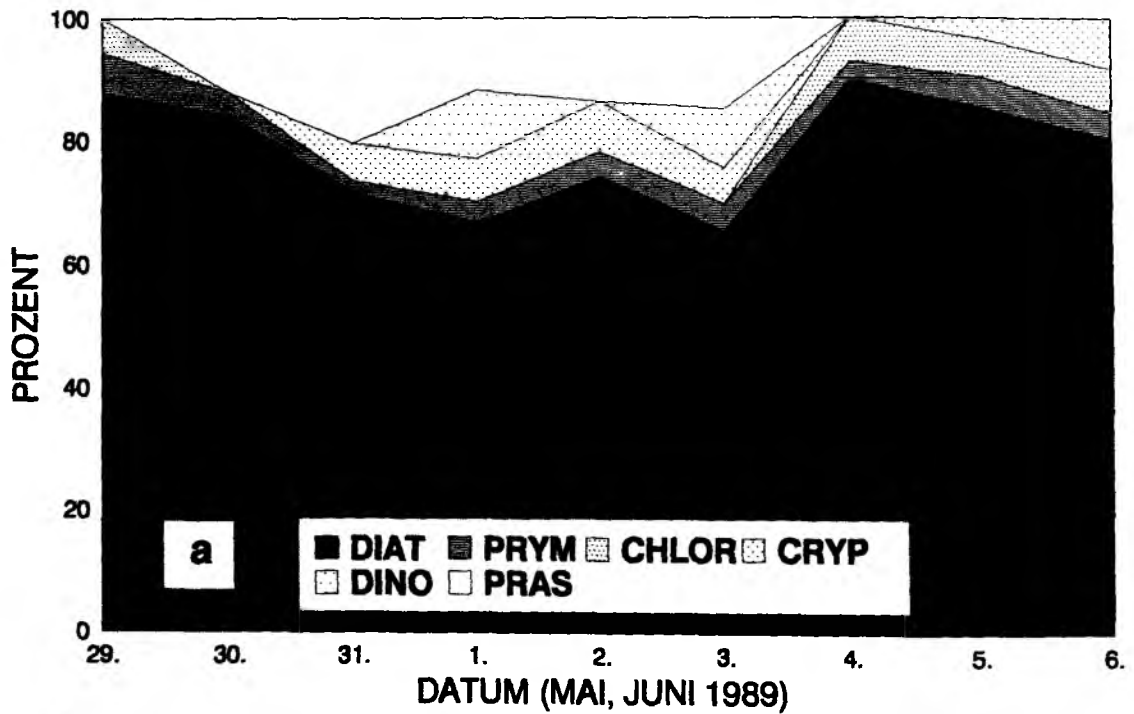


Abb. 59: Pigment-Analysen der Kotballen von DEX IV. a: Prozentualer Anteil der einzelnen Klassen, b: Chlorophyll a und seine Derivate und das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll a, c: Verhältnis der tierischen Pigmente zu den  $\alpha$ -Chlorinen



### 3.5.4 Diskussion

Dieses Gebiet ist in der Vergangenheit nicht so intensiv untersucht worden, wie jenes bei 47°N/20°W. Allerdings hielten sich sowohl während als auch nach METEOR andere an JGOFS beteiligte Länder mit ihren Forschungsschiffen in diesem Gebiete auf (Tab.12), sodaß ein Überblick über eine zeitliche Sukzession der trophischen Systeme in den oberflächennahen Wasserschichten vom Frühjahr bis Spätsommer des Jahres 1989 möglich ist.

Tab. 12: Verweildauer der verschiedenen Forschungsschiffe bei 58°N / 20°W im Jahre 1989

ZEITRAUM	LAND	SCHIFF
25. Mai - 4. Juni	UK	Discovery
29. Mai - 8. Juni	D	Meteor
14. Juni - 21. Juni	UK	Discovery
29. Juni - 5. Juli	USA	Endeavor
7. August	NL	Tyro

### Ökologie der Wassersäule

In Übereinstimmung mit den mikroskopischen Untersuchungen von DECKERS (1991) zeigte die Zusammensetzung der Pigmente zu Beginn des Driftexperimentes auch in diesem Gebiet die Dominanz von Diatomeen. Arten wie *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros decipiens* und *Thalassionema nitzschoides* herrschten vor. Jedoch erreichte ihr Anteil am Gesamt-Chlorophyll *a* nicht die hohen Werte wie bei 47°N. Zu den auch bei 47°N vorgefundenen Markerpigmenten kam Prasinoxanthin (Prasinophyceae) hinzu - die Population der Phytoplankter war hier demnach diverser. In Primärproduktion und Gehalt der Wassersäule an Chlorophyll *a* unterschied sich dieses Gebiet kaum von jenem bei 47°N (nach dem Wasserkörper-Wechsel). Von den für die Region angenommenen Winterkonzentrationen für Nitrat und Silikat (14 bzw. 8 µMol l<sup>-1</sup>, GLOVER und BREWER 1988) konnten zu Beginn (29. Mai) noch 10 bzw. 2,2 µMol l<sup>-1</sup> nachgewiesen werden. Silikat hatte also schon fast um 75% abgenommen, ein Teil der "neuen" Produktion deshalb schon früher im Jahr stattgefunden, wobei Diatomeen die Hauptproduzenten waren.

Wenige Tage vor METEOR -am 25. Mai- war das englische Forschungsschiff DISCOVERY in der Region eingetroffen. JOINT *et al.* (1993) fanden zunächst das Gesamt-Chlorophyll *a* dominiert von Zellen >5 µm. Am 27., 29. und 31. Mai überwogen dagegen Zellen <5 bzw. >1 µm. Variable Anteile der entsprechenden Markerpigmente konnten auch in der vorliegenden Arbeit ermittelt werden. Es war kein klarer Trend in der Dominanz einzelner Markerpigmente (Klassen) zu erkennen. Auch wiesen die hydrographischen Daten auf keinen Wasserkörper-Wechsel hin (ZEITZSCHEL *et al.* 1990). Eine ausgeprägte Thermokline konnte

nur während der letzten Tage beobachtet werden. Zwar verringerten sich die Konzentrationen von Nitrat und Silikat um ca. 2 bzw 1  $\mu\text{Mol l}^{-1}$  bis zum Ende des Driftexperimentes, es kam aber zu keiner Verknappung der Nährsalze, insbesondere von Silikat. Somit stellten Diatomeen an den meisten Tagen über 50% des Gesamtchlorophyll *a*, gefolgt von Prymnesio-, Prasino-, Crypto- und Chrysophyceae. Dino- und Chlorophyceae spielten nur eine untergeordnete Rolle.

Das Populationszentrum der Diatomeen zeigte ebenfalls keinen Trend in der vertikalen Lage und war auch nicht so eng begrenzt wie bei 47°N, lag jedoch wie dort tiefer als diejenigen der anderen Klassen. Ebenso war auch kein Trend in Lage und floristischer Zusammensetzung des Chlorophyll- Maximums zu erkennen. Es blieb, bis auf den vorletzten Tag des Experimentes, immer oberhalb von 20 m, keine der Klassen dominierte so stark wie es bei 47°N für Diatomeen bzw. Prymnesiophyceae der Fall gewesen war. Das Verhältnis der Chlorophyllide zum Chlorophyll *a* der Diatomeen blieb während des gesamten Zeitraumes konstant bei 0,03. Der Anteil der Zellen mit schlechtem physiologischen Zustand war also geringer als in der 2. Hälfte des Experimentes bei 47°N.

### Vertikaler Fluß

Nach gegenwärtiger Kenntnis ist die subarktische Region des Nordatlantiks klimatisch wie ozeanographisch durch hohe Variabilität gekennzeichnet (WILLEBRAND 1978, DICKSON 1983, ARHAN und de VERDIERE 1985, KRAUSS *et al.* 1990). Besonders wichtig für den Export von biogenem Material aus der produktiven Zone ist in diesem Zusammenhang die Abfolge von Perioden mit hoher Zufuhr externer Energie (tiefe Durchmischung mit Aufbrechen der Stratifizierung und Zumischung neuer Nährsalze aus tieferen Wasserschichten) mit Zeiträumen der Beruhigung, in denen sich Biomasse akkumulieren kann. Nach den Berechnungen von GLOVER und BREWER (1988) kommt es hier -im Gegensatz zu den weiter südlich gelegenen Untersuchungsgebieten- auch zu keinem Zeitpunkt des Jahres-Zyklus zu einer Verknappung der allochthonen Nährsalze. Dieses zeigten auch die Untersuchungen von VELDHUIS *et al.* (1993) und SAMBROTTO *et al.* (1993). im gesamten Untersuchungszeitraum nach dem Driftexperiment von METEOR bis zum 9. September 1989 sanken die Oberflächen-Konzentrationen von  $\text{NO}_3$  nicht unter 4  $\mu\text{Mol l}^{-1}$ . Deshalb ist für die untersuchte Region nicht unbedingt eine klar definierbare "Frühjahrsblüte" zu erwarten, sondern eher eine mehr oder weniger rasche Abfolge von blütenähnlichen Ereignissen, immer wieder gedämpft vom Auftreten von Schlechtwetter-Fronten mit den genannten Folgen sowie limitiert durch das zur Verfügung stehende Licht.

Eine solche Schlechtwetter-Front war kurz vor dem Beginn des Experimentes (29. Mai 1989) über das Gebiet hinweggezogen und mußte große Mengen des Phytoplanktons aus der euphotischen Zone herausgemischt haben, denn von dem gesamten in der Wassersäule bis 300 m

vorhandenen Chlorophyll *a* wurden am 29. Mai 39% unterhalb von 100 m gemessen. So sind auch die hohen Pigmentflüsse in den ersten beiden Tagen des Driftexperimentes erklärbar. Dieser Verlust bedeutete 2,3 bzw. 3,8% des Chlorophyll *a* aus der Wassersäule und 19 bzw. 25% der Primärproduktion. Er transportierte 64,5% des Gesamtchlorin *a*-Flusses der 10 Tage in die Fallen. Im Vergleich zu den anderen Untersuchungs-Gebieten blieben die Konzentrationen von Chlorophyll *a* in 100 m auch an den restlichen Tagen relativ hoch.

Auch in diesem Gebiet war der Trend im Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* der unfixierten Sinkstoffe irreführend. Er zeigte einen ansteigenden Beitrag von Fäzes, während das Material aus den fixierten Sinkstoffen keine solche Entwicklung aufwies. Vielmehr deuten die kleinen Verhältnis-Zahlen (um 2) der konservierten Sinkstoffe auf einen höheren Beitrag von Phytodetritus hin als während der ersten 5 Tage des Experimentes bei 47°N. Allerdings war dieses Verhältnis in diesem Gebiet ebenfalls höher als in der Wassersäule (0,19-0,47). Es gab also auch hier ein selektives Absinken von Kotpillen. Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang der unterschiedliche Trend sowohl des Flusses der *a*-Chlorine als auch des Verhältnisses von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* in den Sinkstoffen aus 300 m gegenüber denjenigen aus 100 m. Erst am 5. Tag glich, nach anfänglich hohen Werten, das genannte Verhältnis in 300 m den Werten aus 100 m. Der in 100 m gemessene, zweitägige Sedimentationspuls erreichte die Falle in 300 m nicht. Sicherlich stammte das während der ersten Tage in 300 m sedimentierte Material aus den Tagen vor Beginn des Driftexperimentes. Der hohe Anteil der Phaeophorbide zeugte von dem starken Einfluß herbivoren Zooplanktons auf das Absink-Geschehen unterhalb von 100 m.

Interessant war die Anreicherung von Fucoxanthin in allen Sinkstoffen gegenüber der Wassersäule: Trugen die dieses Pigment tragenden Diatomeen in der Wassersäule durchschnittlich 60% zum Chlorophyll *a* bei, schwankte der Anteil dieser Klasse in den Sinkstoffen um 90%. Die weiter oben wachsenden Phytoplankter (Prasino-, Prymnesio- und Chrysophyceae) trugen nur den entsprechend geringen Rest zum vertikalen Fluß bei. Eine solche Anreicherung konnte im Gebiet bei 47°N nur während der letzten Tage beobachtet werden.

Ebenso zeigte die untersuchte Fraktion der Zooplankter (500-1000 µm) eine stark ausgeprägte Präferenz gegenüber den Diatomeen, die bei 47°N nicht nachgewiesen werden konnte. Bis auf zwei Fälle entsprach das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* in den Kotbällen demjenigen in den fixierten Sinkstoffen aus 100 m. Es ist also möglich, daß die Fäzes dieser Zooplankter maßgeblich am Vertikaltransport von POC beteiligt waren. Der Anteil tierischer Nahrung zeigte nach dem 30. Mai eine rasche Zunahme und sehr viel höhere Werte als bei 47°N. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von MORALES (1993), der die Zooplankton-Population bei 47°N von herbivoren, bei 58°N aber von omnivoren Copepoden dominiert fand.

### **Der Partikelfluß in 500 m im Jahreszyklus (25. Juni 1989 bis 27. Juni 1990)**

Ausgeprägte Ereignisse konnten nur vom 25. Juni bis 19. August (1) und vom 3. September bis 28. Oktober 1989 (2) festgestellt werden, wobei besonders viel Material zwischen dem 9. und 22. Juli absank. Die  $\alpha$ -Chlorine zeigten zwar im Zeitraum vom 25. Juni bis 19. August und vom 3. September bis 25. November 1989 einen erhöhten Fluß, eine ausgeprägte Blüte konnte dagegen nur zwischen dem 17. September und 14. Oktober nachgewiesen werden. Diese "Herbstblüte" machte 49% des Gesamt-Jahresflusses der  $\alpha$ -Chlorine und 38% des POC-Flusses aus. Auffällig war, daß während dieser Blüte auch das am stärksten mit POC und  $\alpha$ -Chlorinen angereicherte Material absank und auch der größte Einfluß von pigmentierten Fäzes nachgewiesen werden konnte. Letzteres zeigt, daß in diesem Gebiet während der Herbstblüte Phytoplankton-Entwicklung und Zooplankton zeitlich eng gekoppelt waren. Bei 47°N war dies nur zur Frühlingsblüte der Fall.

Auch nach der Herbstblüte -vom 15. Oktober bis zum 25. November- sank noch relativ stark mit  $\alpha$ -Chlorinen, aber wenig mit POC angereichertes Material ab. Der Einfluß des Zooplanktons ließ allmählich nach. Eine geringfügige Zunahme des Flusses von mit POC angereichertem Material war zwischen dem 21. Januar und 17. Februar zu verzeichnen, eine Frühlingsblüte wie bei 47°N konnte aber nicht festgestellt werden. Nach LONGHURST und WILLIAMS (1979) beginnt diese Frühlingsblüte in der Region während des Aprils und kann von der gleichzeitig stattfindenden Aufwärtswanderung des Zooplanktons (hauptsächlich *Calanus finmarchicus*) kontrolliert werden. Dies könnte den geringen Fluß im Mai 1990 erklären.

Die Sinkstoffe im Zeitraum vom 25. Juni bis 19. August 1989 bestanden wohl hauptsächlich aus Resten von Organismen, was der geringe Anteil der  $\alpha$ -Chlorine, des POC und der Fäzes am Partikelfluß zeigte. Vor dem Hintergrund des restlichen Jahres hatte sich während dieser Periode in der produktiven Zone ein relativ effizientes Retentions-System entwickelt.

## **4 ALLGEMEINE UND VERGLEICHENDE DISKUSSION**

### **4.1 Die Phytoplankton-Gemeinschaften der verschiedenen Gebiete**

In allen vier Untersuchungsgebieten wurden signifikant verschiedene Pigmentmuster und damit Populations-Zusammensetzungen des Phytoplanktons gefunden. Auch die zeitliche Populations-Entwicklung (Sukzession) und die vertikale Verteilung der Klassen, sowie ihr jeweiliger Beitrag zum Gesamt-Chlorophyll *a* in den verschiedenen Tiefenhorizonten der euphotischen Zone unterschieden sich deutlich.

Um eine Gruppierung der einzelnen Stationen zu erhalten, wurde eine Clusteranalyse (siehe Kap. 2.6.1) mit den 12 wichtigsten Pigmenten durchgeführt. Aus dem Dendrogramm (Abb. 60) sind 3 Hauptgruppen ersichtlich. Cluster 1 umfaßt die Stationen des 3. Driftexperimentes (47°N), Cluster 2 diejenigen des 4. Experimentes (58°N) und Cluster 3 die Gebiete bei 18°N und 33°N, sowie die Untersuchung vom August 1988 bei 47°N. In Cluster 1a sind die Stationen vor dem Wasserkörper-Wechsel bei 47°N in eine Gruppe hoher Ähnlichkeit zusammengefaßt, in Cluster 1b diejenigen danach.

In Cluster 1a finden sich die höchsten Chlorophyll *a*-Gehalte der euphotischen Zone aller Stationen ( $79,1 \pm 7,6 \text{ mg m}^{-2}$ ). Die Markerpigmente waren dominiert von Fucoxanthin, gefolgt von 19-Hex. In Cluster 1b lag der durchschnittliche Gehalt an Chlorophyll *a* in der euphotischen Zone nur noch bei  $49,8 \pm 5,8 \text{ mg m}^{-2}$ , dominant war nun 19-Hex mit signifikantem Beitrag von Fucoxanthin. In Cluster 2 trugen wiederum Phytoplankter mit Fucoxanthin und 19-Hex hauptsächlich zum Chlorophyll *a* ( $55,2 \pm 13,8 \text{ mg m}^{-2}$ ) in der euphotischen Zone bei. Mit sieben, an Hand ihrer Pigmente nachweisbaren Klassen war die Population dieses Gebietes auch die diverseste aller Gebiete (Tab. 13 und Abb. 61). Cluster 3 zeichnete sich durch die niedrigsten Chlorophyll *a*-Mengen ( $31,3 \pm 6,8 \text{ mg m}^{-2}$ ) in der euphotischen Zone aus. Hier zeigten sich -je nach Gebiet- unterschiedliche Dominanzen. Während bei 33°N Fucoxanthin, gefolgt von 19-Hex oder Chlorophyll *b*, dominierte, zeigte sich bei 18°N ein Wechsel von zunächst Lutein/Zeaxanthin und Chlorophyll *b* nach 19-Hex und Lutein/Zeaxanthin. Die Untersuchung mit POSEIDON im August 1988 bei 47°N wies die Dominanz von 19-Hex und Chlorophyll *b* nach.

Die sich durch die Umrechnung der Markerpigmente ergebenden Zusammensetzungen der Populationen in der euphotischen Zone typischer Stationen der einzelnen Cluster, ist in Abb. 61, am Ende dieses Kapitels, gezeigt, wobei Cluster 3 nach Gebieten aufgeteilt wurde. Abb. 62 zeigt die zugehörigen Profile der ausgewählten Stationen. Dargestellt ist der jeweilige Beitrag der in 3 Größenklassen zusammengefaßten Taxa zum Chlorophyll *a* in den verschiedenen Tiefen der euphotischen Zone. Die Einordnung in Größenklassen wurde wie folgt vorgenommen:

1.: "Mikro"-Phytoplankton: Diatomeen

- 2.: "Nano"-Phytoplankton: alle anderen Chlorophyll *c*-tragenden Klassen außer Diatomeen (Prymnesio-, Chryso-, Crypto- und Dinophyceae).
- 3.: "Piko"-Phytoplankton: alle Chlorophyll *b* bzw. Lutein / Zeaxanthin-besitzende Klassen (Chloro-, Prasino- und Cyanophyceae)

Die im Mai 1989 bei 47°N zunächst angetroffene Situation stellte eine zu Ende gehende Frühljahrsblüte dar, ebenso wie diejenige im April 1989 bei 33°N. Zu erkennen war dieses an der vertikal durchgängig hohen Dominanz des Mikroplanktons (Abb. 62a und b und 61), wobei der höhere Anteil von Nano- und Pikoplankton bei 33°N auf ein schon fortgeschrittenes Stadium hinwies. Die Untersuchungen bei 47°N (Mai 1989) nach dem Herausdriften aus dem zyklonalen Wirbel, sowie an der selben Position im August 1988 (Abb. 62d, e und 61), zeigten Übergangs-Situationen zu einem für oligotrophe Regime typischen Populationsaufbau, wie er bei 18°N vorgefunden worden war (Abb. 62f und 61), wo das Pikoplankton (hauptsächlich Cyanophyceae) dominierte. Ersichtlich ist ein Rückgang des Mikroplanktons, das durch Nanoplankton ersetzt wurde (im Mai 1989 hauptsächlich Prymnesiophyceae, im August 1988 durch Prymnesio- und Chrysophyceae). Hier zeigte der höhere Beitrag von Pikoplankton sowie der schon sehr geringe Anteil des Mikroplanktons im August 1988 ein "älteres" System als jenes vom Mai 1989 nach dem Wasserkörper-Wechsel. Der Populationsaufbau bei 58°N (Abb. 62c und 61) wies ebenfalls auf ein Übergangs-Stadium hin. Da es aber in diesem Gebiet -wie schon erwähnt- in keiner Jahreszeit zu einer Nährsalz-Verknappung kommt, ist diese Situation wahrscheinlich typisch für den größten Teil des Jahres und eine Vorstufe zu einer möglichen neuen Massenentwicklung von Mikroplankton.

Prymnesiophyceae können als Indikatoren für Übergangs-Systeme von "neuer" zu "regenerierter" Produktion angesehen werden. Zum Beispiel fanden ONDRUSEK *et al.* (1991) in ozeanischen Gebieten des Pazifiks mit hoher Nitratkonzentration in der euphotischen Zone Fucoxanthin (Diatomeen) als dominierendes Markerpigment, in Regionen mit erschöpftem Nitratvorrat überwogen dagegen Plankter mit Zeaxanthin (Cyanophyceae) und Chlorophyll *b*, also Pikoplankter. Dagegen zeigten in den Übergangsgebieten Algen mit 19-Hex (Prymnesiophyceae) den größten Beitrag. Ähnliche Ergebnisse zeigten die Untersuchungen von BUAT-MENARD *et al.* (1992) bei Schnittfahrten auf 20°N, ausgehend von der mauretanischen Küste, in den zentralen Atlantik.

In allen untersuchten Gebieten waren die Gemeinschaften in sich -vertikal- überlappende Populationszentren der einzelnen Klassen aufgeteilt (Tab. 13).

Die Erkenntnis, daß die einzelnen Phytoplankton-Klassen vertikal unterschiedlich verteilt sind, ist relativ neu. Frühere Auffassungen gingen eher von einer gleichmäßigen Verteilung der Klassen aus. Dies zeigten insbesondere die Überlegungen zur Entstehung des für oligotrophe Regionen der Ozeane typischen Chlorophyll *a*-Maximums an der Basis der euphotischen Zone,

Tab. 13: Vertikalverteilung der Populationszentren der einzelnen Klassen. Unterstrichen sind diejenigen Klassen, die durchschnittlich  $\geq 80\%$  des gesamten Chlorophyll *a* in der euphotischen Zone stellen.

Bereich der euphotischen Zone	18°N (DEX I)	33°N (DEX II)	47°N (August 1988)	47° (DEX III)	58°N (DEXIV)
oberer	<u>Cyan</u>	<u>Cyan</u>	<u>Chlor</u> Dino	<u>Prym</u> Dino Chrys	Crypto
mittlerer	Prym Chrys	<u>Chlor</u>	<u>Prym</u> <u>Chrys</u>	Chloro	<u>Prym</u> <u>Chrys</u> Dino <u>Pras</u> Chlor
unterer	<u>Chlor</u>	<u>Diat</u> <u>Prym</u> Chrys Dino	Diat	<u>Diat</u>	<u>Diat</u>

wie es z.B. bei 18°N vorgefunden wurde. Dabei wurde die Anpassung der Zellen an wenig Licht durch Erhöhung des Gehaltes an Chlorophyll *a* ebenso diskutiert (STEELE 1964, EPPLEY *et al.* 1973, KIEFER *et al.* 1976), wie die Konzentration von Zellen in bestimmten Tiefenhorizonten durch die aktive Kontrolle der Schwebfähigkeit in Abhängigkeit von Licht- und Nährsalz-Angebot (STEELE und YENTSCH 1960, ANDERSON 1969). Gleichermäßen wurde die Akkumulation von sinkenden Zellen und Chlorophyll-haltigem Detritus an Dichte-Sprungschichten (JERLOV 1959, LORENZEN 1967a, SAIJO *et al.* 1969) oder auch vertikal differenzierter Freßdruck durch das Zooplankton (LONGHURST 1976, SHARP *et al.* 1980) als Entstehungs-Ursache für das Chlorophyll *a*-Maximum betrachtet. Alle diese Überlegungen gehen -wie gesagt-, eher davon aus, daß die Population des Phytoplanktons im Hinblick auf ihre floristische Zusammensetzung vertikal gleich verteilt ist. Tatsächlich aber zeigen die Ergebnisse der Arbeiten von z.B. VENRICK (1982), FURUYA und MARUMO (1983), GLOVER *et al.* (1985), MURPHY und HAUGEN (1985) und besonders die HPLC-Untersuchungen von GIESKES und KRAAY (1986a,b), BIDIGARE *et al.* (1990) und ONDRUSEK *et al.* (1991) sowie die vorliegenden Untersuchungen eine vertikale Verteilung der Phytoplankton-Klassen in überlappenden Bändern. So fanden z.B. GIESKES und KRAAY (1986b) in der Nordsee eine Situation mit Diatomeen in der Tiefe und Prymnesiophyceae an der Oberfläche, wie sie sich auch z.B. am Ende des Driftexperimentes bei 47°N eingestellt hatte.

Wie läßt sich eine solche Differenzierung im floristischen Aufbau der euphotischen Zone erklären?

Als einer der Kontroll-Faktoren kommt das Angebot an Nährsalzen in Frage (FOGG 1986), das wiederum von der Stratifizierung der Wassersäule abhängt. Vorstellbar ist ein "Zwei-Schichten"-System innerhalb der euphotischen Zone (DUGDALE 1967, GOLDMAN 1988), mit einer oberen, nährsalzverarmten Zone und somit "regenerierter" Produktion und einem Bereich an der saisonalen Thermokline mit "neuer" Produktion, die auf der Diffusion und turbulenter Zumischung von allochthonen Nährsalzen durch die Sprungschicht beruht. Diese untere Schicht trägt somit maßgeblich zur Exportproduktion bei (KNAUER *et al.* 1984, SMALL *et al.* 1987, GOLDMAN 1988). Zu erwarten wären dann nach MARGALEF (1978) im oberen Bereich der euphotischen Zone kleine, zum Teil bewegliche Phytoplankter mit vernachlässigbarer Sinkgeschwindigkeit und optimalem Verhältnis von Licht- und Nährsalz-resorbierender Oberfläche zu Zellvolumen und im unteren Bereich Diatomeen. Eine ähnliche Situation wurde gegen Ende des Driftexperimentes bei 47°N angetroffen. Sie spiegelte sich im Anteil der hier im unteren Teil der euphotischen Zone konzentrierten Diatomeen am Pigment-Flußwider. Trotz starker Schrumpfung ihres Bestandes bildeten sie auch in den letzten Tagen den Hauptanteil der abgesunkenen Farbstoffe. Noch eindrucksvoller zeigte sich diese Entwicklung bei 18°N. Zunächst ähnelte der ökologische Aufbau der euphotischen Zone der "typisch tropischen Situation" (HERBLAND und VOITURIEZ 1979), mit einem tiefen Chlorophyll-Maximum an der Nutrikline und einer nährsalz-erschöpften oberen Schicht. Beherrscht war die Wassersäule von Pikoplankton (Abb 62f), wobei Cyanophyceae im oberen, Chlorophyll *b* besitzende Phytoplankter im unteren Bereich dominierten. Nachdem durch eine laterale Intrusion von subtropischem Salzgehalts-Maximum-Wasser der obere Teil der Nutrikline angehoben worden war und somit Nitrat in vorher nährsalzverbrauchte Tiefen der euphotischen Zone transportiert wurde, erhöhten die Nanoplankter (hier Prymnesio- und Chrysophyceae) ihren Biomasse-Anteil in diesem Tiefenhorizont stark (Abb. 62g). Ebenso wurde in den Sinkstoffen daraufhin eine erhöhte Menge an Coccolithophoriden (Prymnesiophyceae) festgestellt (PASSOW und PEINERT 1993). Ähnliches konnte bei 33°N beobachtet werden. Nachdem sich in der Mitte des Driftexperimentes eine Population mit überwiegend Nano- und Pikoplankton entwickelt hatte, erhöhte das Mikroplankton nach einer Nährsalz-Intrusion an der Basis der euphotischen Zone seinen Beitrag von 25% auf ca. 55% (Abb. 62h). Diese Intrusion könnte ihre Ursache in den während der Untersuchung auftretenden internen Wellen im Bereich der Pyknokline gehabt haben (ZEITZSCHEL *et al.* 1990). Die Ergebnisse bestätigen die Überlegungen von GOLDMAN (1988), daß in einem solchen "steady state"-System größere Phytoplankter von sporadischem Nährsalz-Eintrag eher profitieren als kleinere. Da die Konsumenten in einem solchen System ebenfalls sehr klein sind (Flagellaten und Ciliaten), werden größere Phytoplankter nicht gefressen und tragen so hauptsächlich zur Sedimentation bei. Wie Phytoplankter in einem oligotrophen System auf eine kurzzeitige Nährsalz-Zufuhr reagieren, zeigten auch die Untersuchungen von HITCHCOCK *et al.* (1987). In einem antizyklonalen Wirbel des Golfstromes erhöhte sich die Biomasse um das vier-, die



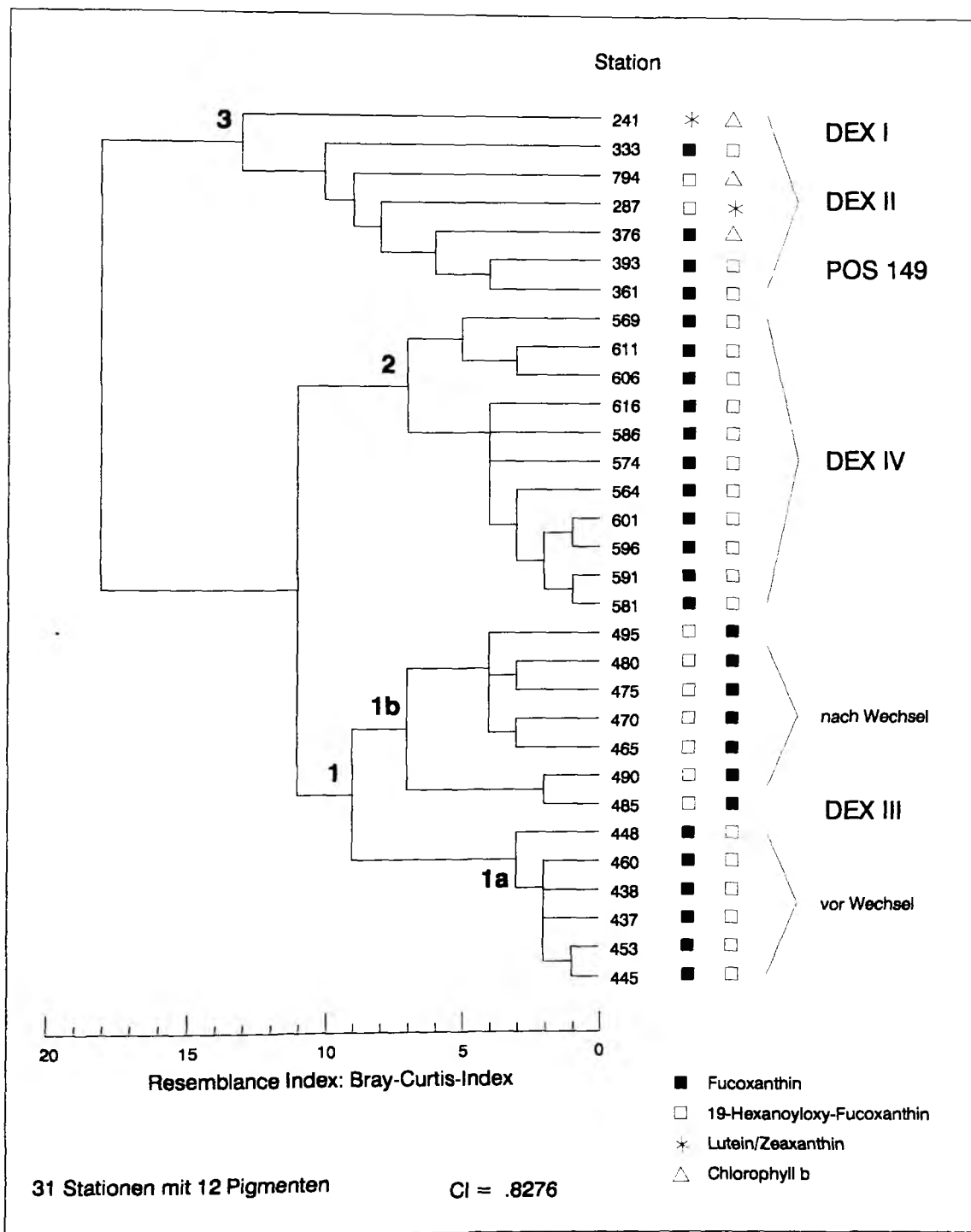
Primärproduktion sogar um das zwanzigfache. Gleichzeitig nahm der Anteil der Klassen mit größeren Zellen erheblich zu. Im allgemeinen geht man davon aus, daß kleine Phytoplankter eine hohe und große Zellen eine niedrige Substrat-Affinität zum limitierenden Nährstoff haben (EPPLEY *et al.* 1969). Experimente von TURPIN und HARRISON (1979) und HARRISON und DAVIS (1979) zeigten, daß bei niedrigen Nährsalz-Konzentrationen Arten mit hoher Substrat-Affinität (kleine Phytoplankter), bei hohem, pulsartigem Nährsalz-Eintrag dagegen Arten mit hoher Reproduktionsrate (Diatomeen) im Vorteil waren.

Ein weiterer Kontroll-Faktor für eine unterschiedliche Vertikalverteilung der Klassen ist die Zusammensetzung der "akzessorischen" Pigmente. Diese Pigmente (Carotinoide, Phycoerythrine und -cyanine und die Chlorophylle *b* und *c*) sind als sogenannte "Antennen-Pigmente" hauptverantwortlich für die Absorption der photosynthetisch aktiven Strahlung in demjenigen Bereich des Spektrums, in dem Chlorophyll *a* nicht absorbiert. Außerdem sind sie -je nach Farbstoff- zum Teil oder auch ausschließlich für einen Schutz vor zu hoher Lichtenergie (Photo-Oxydation) zuständig. In Bezug auf die "akzessorischen" Farbstoffe gibt es Hinweise auf eine chromatische Adaptation der einzelnen Klassen an das jeweilige Lichtklima in der Wassersäule (JEFFREY 1980, PUTT und PREZELIN 1985, PREZELIN und BOCZAR 1986, BIDIGARE *et al.* 1990, JOHNSEN *et al.* 1993).

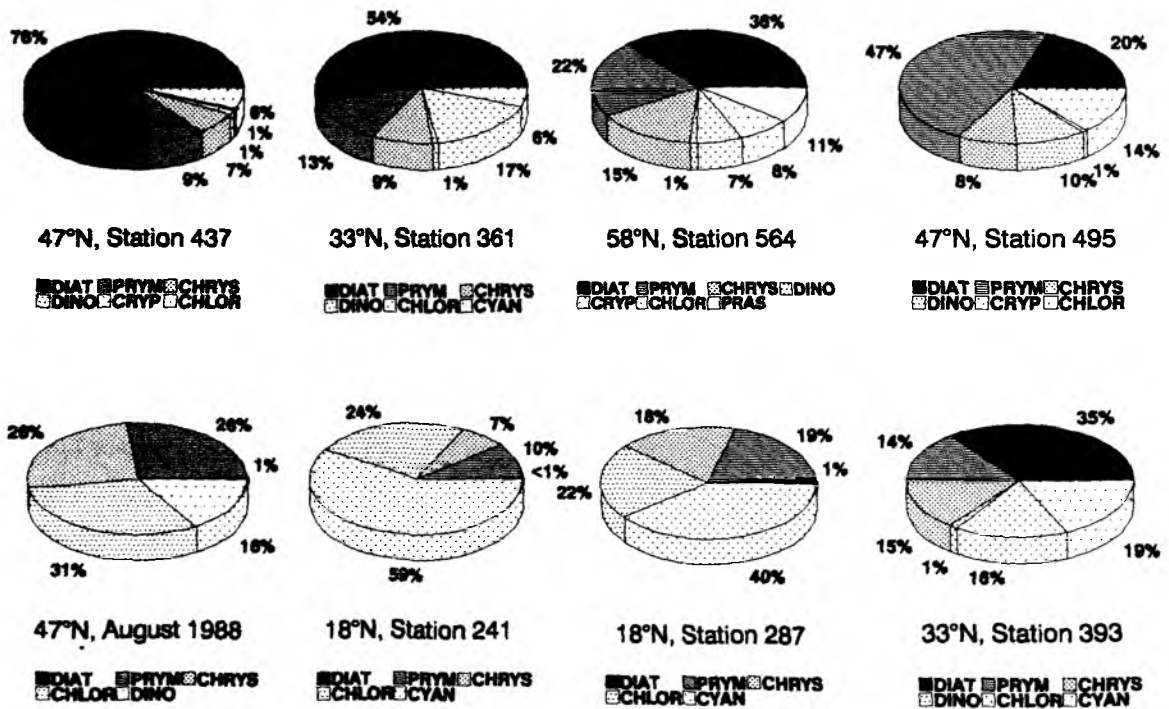
Cyanophyceae (bei 18°N und 33°N *Synechococcus sp.*, JOCHEM und ZEITZSCHEL 1993) besitzen außer Chlorophyll *a* die Pigmente Phycoerythrin (GLOVER 1986) und Zeaxanthin. Dadurch sind sie befähigt, gut in den oberen Schichten der euphotischen Zone zu wachsen, denn erstens können sie den Gehalt an Zeaxanthin -ein Pigment, das vor der Photo-Oxydation schützt- aktiv steuern (HAGER und MEYER-BERTENRATH 1967, FIKSDAHL *et al.* 1983, PAERL *et al.* 1983) und zweitens haben sie mit Phycoerythrin einen Farbstoff, der im grünen bis gelben Bereich des Spektrums absorbiert (PREZELIN und BOCZAR 1986, BIDIGARE *et al.* 1987, 1989).

Dagegen können Chlorophyll *b*-tragende Phytoplankter (Chloro-, Prochloro- und Prasinophyceae) sehr gut auch im unteren Teil der produktiven Zone der oligotrophen Regionen überleben. Dieses Pigment absorbiert effektiv im Bereich von 470 nm (YENTSCH und GUILLARD 1969, BIDIGARE *et al.* 1990a) und zeigt seine höchste Fluoreszenz-Anregung bei 486 nm (NEVEAUX 1982). Das in oligotrophen ozeanischen Regionen am tiefsten eindringende Licht liegt mit etwa 480 nm genau in diesem Bereich (JERLOV 1976). GLOVER *et al.* (1986) ließen Kulturen von *Synechococcus sp.* und einer Prasinophycee unter verschiedener Licht-Qualität und -Quantität wachsen. Dabei zeigte sich, daß die letztere bei gedämpftem blauem und violetterem Licht eine erheblich höhere Photosynthese und Wachstumsrate zeigte als *Synechococcus sp.*. Umgekehrt wuchs *Synechococcus sp.* sehr viel besser in grünem Licht als die Prasinophycee.

Einen anderen Schutz gegen Photo-Oxydation als die Cyanophyceae haben die meisten der Chlorophyll *c* besitzenden Klassen (Diatomeen, Prymnesio-, Chryso- und Dinophyceae). Sie besitzen den Xanthophyll-Zyklus des Diadinoxanthins (JEFFREY 1980, WELSCHMEYER und HOEPFFNER 1986). Experimente mit Dinophyceae zeigten, daß sich diese sogar gegen UV-Licht schützen können (CARRETO *et al.* 1989). Die Zusammensetzung der akzessorischen Carotinoide dieser Klassen liegt in ihrer Absorption im blau-grünen Bereich des Spektrums, und damit zwischen Cyanophyceae und Chlorophyll *b*-tragenden Phytoplanktern (ROWAN 1989). Eine Ausnahme bei der Gruppe der Chlorophyll *c* besitzenden Klassen bilden die Cryptophyceae. Sie können, da sie -wie die Cyanophyceae- Phycoerythrin besitzen, das grüne bis gelbe Licht besonders gut nutzen (PREZELIN und BOCZAR 1986, BIDIGARE *et al.* 1987, 1989). Entsprechend wurden Cryptophyceae im Rahmen der durchgeführten Untersuchungen im obersten Bereich der euphotischen Zone angetroffen (58°N, Tab. 13).



**Abb. 60:** Dendrogramm der Pigment-Cluster in der euphotischen Zone aller Stationen. Gezeigt sind auch die jeweils dominierenden Marker-Pigmente.



**Abb. 61:** Zusammensetzung der Populationen in der euphotischen Zone der verschiedenen Gebiete. Zur Erklärung der gewählten Reihenfolge der Stationen siehe Legende Abbildung 62

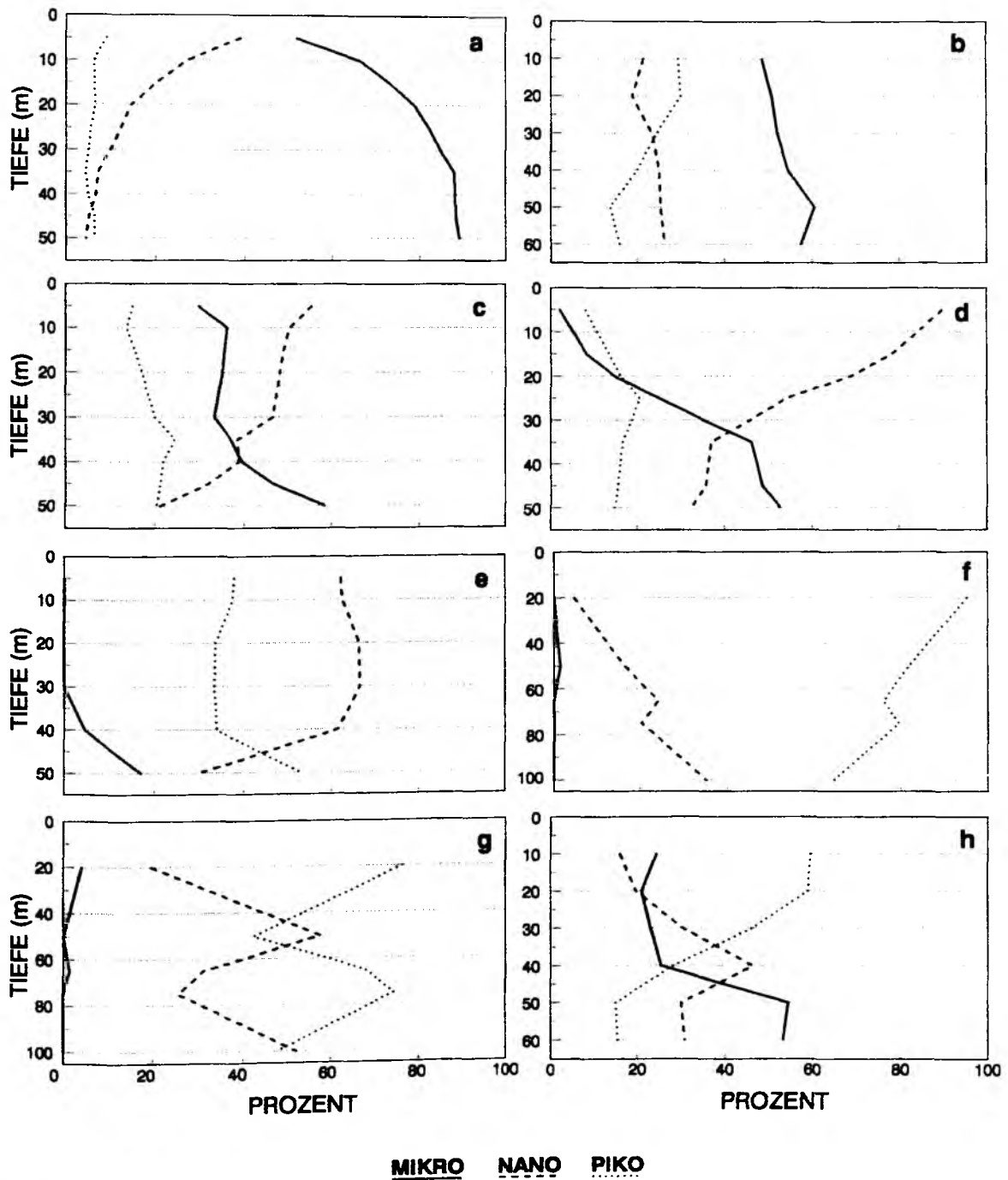


Abb. 62: Typische Vertikalverteilung des Beitrages der 3 Größenklassen zum Chlorophyll a in den verschiedenen Gebieten. Die Zeichnungen sind im Sinne einer Sukzession von einer durch Dominanz des Mikroplanktons ausgezeichneten Situation (a) zu einer solchen mit einer Dominanz des Pikoplanktons (f) angeordnet. Die Zeichnungen b-e stellen verschiedene entwickelte Übergangs-Situationen dar, g und h Situationen nach einer Nährstoff-Intrusion. a: 47°N, vor dem Wasserkörperwechsel, b: 33°N, c: 58°N, d: 47°N, nach dem Wasserkörperwechsel, e: 47°N, August 1988, f und g: 18°N, h: 33°N

## 4.2 Der Partikelfluß in den verschiedenen Gebieten

Wie aus Tab. 14 ersichtlich, unterschieden sich die Gebiete im absoluten Export von POC und *a*-Chlorinen deutlich voneinander. Besonders niedrig war er im oligotrophen Gebiet bei 18°N und im August 1988 bei 47°N. Bei 18°N machte der Verlust von POC nur durchschnittlich 0,7% der Primärproduktion aus. In den Sinkstoffen identifizierbare Phytoplankter waren überwiegend Coccolithophoriden. Das abgesunkene Algenmaterial stammte demnach hauptsächlich aus den unteren Bereichen der euphotischen Zone, denn die Pigmente dieser Klasse konnten vorwiegend nur dort nachgewiesen werden.

Die nächsthöheren Exportproduktions-Raten zeigten die Gebiete bei 33°N (3,4%) und 47°N (4,4%, vor dem Wasserkörper-Wechsel). In beiden Fällen handelte es sich um zu Ende gehende Blüten und das abgesunkene Pflanzenmaterial war dominiert von Diatomeen, deren Markerpigment Fucoxanthin hauptsächlich in den tiefen Schichten der euphotischen Zone gefunden wurde. Nach dem Wasserkörper-Wechsel (47°N) war die Exportproduktions-Rate etwa das doppelt so hoch (9%). Auch hier dominierte Fucoxanthin den Pigment-Fluß. Das Verhältnis von Phaeophorbiden zu Chlorophyll *a* in den Sinkstoffen, also der Anteil an Fäzes, war vor dem Wasserkörper-Wechsel relativ hoch (4,4), danach verringerte es sich auf Werte um 2. Der Anteil intakter Algenzellen am Partikelfluß hatte sich somit erhöht.

Die höchsten Raten der Exportproduktion aller untersuchten Gebiete konnten bei 58°N nachgewiesen werden. Besonders in den ersten beiden Tagen verlor das System große Mengen seiner Biomasse. Die Exportproduktions-Rate betrug durchschnittlich 22,1%. Aber auch in den darauffolgenden Tagen ließen sich noch Raten von durchschnittlich 11,3% nachweisen. Hier war der Anteil an Fäzes noch geringer als bei 47°N nach dem Verlassen des zyklonalen Wirbels (Verhältnis Phaeophorbide zu Chlorophyll *a*: 1,5). Es waren also mehr intakte Phytoplankter am Vertikalfluß beteiligt als dort. Durch die Pigmentmessungen konnte in diesem Gebiet ein besonders stark selektives Absinken von Diatomeen nachgewiesen werden. Lag ihr Anteil in der Wassersäule bei durchschnittlich 60% erhöhte sich dieser in den Sinkstoffen auf Werte um 80%. Die hohen Absink-Raten der beiden ersten Tage ist sehr wahrscheinlich auf den Sturm zurückzuführen, der kurz vor Beginn des Experimentes das Gebiet durchzogen hatte. Wie die -im Vergleich zu den anderen Gebieten- hohen Chlorophyll-Konzentrationen unterhalb der euphotischen Zone zeigten, war ein großer Teil der Phytoplankton-Population in lichtlimitierte Schichten gemischt worden. Mikroskopische Untersuchungen an den Diatomeen zeigten sowohl in diesen Schichten als auch in den Sinkstoffen klare Anzeichen von Seneszenz (DECKERS 1991). Allerdings erreichte dieser Sedimentations-Puls nur die Falle in 100 m, nicht aber diejenige in 300 m Tiefe. Ähnliche windinduzierte Prozesse konnten im März 1992 KOEVE *et al.* (1993a) bei einer Expedition mit METEOR im Gebiet bei 47°N beobachten.

Von den Sinkstoffen vom August 1988 (47°N) liegen keine POC-Messungen vor. Um einen Vergleich mit den Ergebnissen der anderen Gebiete möglich zu machen, wurden die abgesunkenen Mengen der *a*-Chlorine aller Gebiete mit dem Faktor 40 multipliziert (Tab. 14) und dann mit der jeweiligen Primärproduktion in Beziehung gesetzt. Die Wahl dieses Faktors wird ausführlich bei LI *et al.* (1993) diskutiert. Man erhält dadurch eine Abschätzung der Mindest-Exportproduktion. Daraus wird ersichtlich, daß das Nahrungsnetz im August 1988 bei 47°N das effektivste Retentions-System aller Untersuchungen darstellte. Die Anteile von Phaeophorbiden und Chlorophyll *a* hielten sich etwa die Waage. An identifizierbaren Markerpigmenten war nur Chlorophyll *b* nachzuweisen. Dies ist allerdings mit Einschränkungen zu betrachten, denn es war sehr wenig Material verfügbar, sodaß andere eventuell vorhandene Marker-Carotinoide wegen ihrer hohen Nachweisgrenze nicht gemessen werden konnten.

Außer während der ersten beiden Tage des Driftexperimentes bei 58°N konnte in keinem der Gebiete eine überdurchschnittlich hohe Exportproduktion festgestellt werden. Typisch wäre dieses für eine von Konsumenten entkoppelte Blüte gewesen, wie es zum Beispiel die Untersuchungen von BODUNGEN *et al.* (1986) im Gebiet der Bransfield-Straße zeigten. Hier waren mehr als 80% der Primärproduktion, die durchschnittlich  $700 \text{ mgC m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$  betrug, in die in 100 m treibenden Sinkstoff-Fallen abgesunken und zwar in Form von Diatomeen-Ketten und -Aggregaten. Allerdings reagierten die Diatomeen in diesem Fall nicht auf Nährsalzverknappung, wie zum Beispiel bei den Untersuchungen von ZEITZSCHEL (1986), sondern auf die Verschlechterung des Lichtklimas. Auch konnte in keinem der Untersuchungs-Gebiete ein verstärkter Export der Primärprodukte durch das Auftreten von schwarmbildenden Makro-Zooplanktern beobachtet werden. Eine solche Situation fanden BODUNGEN *et al.* (1987), ebenfalls in der Bransfield-Straße, vor. Hier bestand das in 200 und 300 m abgesunkene Material zu ca. 85% aus Kotschnüren von Krill und die Exportproduktion betrug durchschnittlich 24%. In Bezug auf die Effizienz, Nährstoffe in der produktiven Zone zu halten, entsprachen die während der Driftexperimente III (47°N) und IV (58°N) vorgefundenen Regime eher demjenigen, das BATHMANN *et al.* (1987) Ende Mai 1986 in der Norwegischen See angetroffen hatten. Dort bestand die Population des Phytoplanktons aus Diatomeen, Coccolithophoriden und kleinen Flagellaten. Hauptkonsumenten waren Copepoden (dominiert von *Calanus finmarchicus*). Der Export von POC machte in 100 m durchschnittlich nur 8% der Primärproduktion aus.

Aufgrund der gezeigten Ergebnisse kann geschlossen werden, daß in den vier Gebieten die Entwicklung der Phytoplankter durch den Freßdruck des Zooplanktons kontrolliert wurde. Gleichzeitige Untersuchungen an den Populationen des Zooplanktons der verschiedenen Gebiete lassen dieselbe Schlußfolgerung zu (LENZ *et al.* 1993).

Einem guten Vergleich der im Rahmen der vorliegenden Arbeit hauptsächlich untersuchten Gebiete bei 47°N und 58°N bieten die Ergebnisse der Jahresverankerungen.

Auffällig war der hohe Anteil der Diatomeen (Fucoxanthin) in allen Sinkstoffen bei 58°N. Sie hatten mit 41% Pigmentanteil erheblich höheren Einfluß auf die Jahres-Sedimentation als bei 47°N, wo ihr Beitrag nur 13% betrug und sie hauptsächlich zur Frühjahrsblüte vorkamen. Bei 58°N hingegen waren sie das ganze Jahr über vertreten. Der höhere Beitrag der Diatomeen drückt sich auch in den Verhältnissen von Jahres-Massenfluß zur abgesunkenen Menge von partikulärem Silikat aus. Während dieses Verhältnis 124:1 bei 47°N betrug, lag es im nördlichen Gebiet bei 50:1 (STIENEN, unveröffentlichte Daten).

Da dieses Gebiet mehr externe Energie (Stürme) erhält als alle anderen Untersuchungs-Gebiete, ist eine Erklärung hierfür mit den Thesen von MARGALEF (1978) und LEGENDRE und LEFEVRE (1989) möglich. Diatomeen sind wegen ihres schlechten Verhältnisses von Oberfläche zu Volumen und ihrer Unfähigkeit, sich zu bewegen, auf hohe Turbulenz und hohe Nährsalzangebote angewiesen. Allerdings muß es auch hier zur -zumindest zeitweiligen- Zweiteilung der euphotischen Zone gekommen sein, was die teilweise verstärkte Anwesenheit der Pigmente von Piko-Phytoplankton in den Sinkstoffen zeigte. Wenn sich dieses Gebiet durch hohe Turbulenz auszeichnet, können sich auch keine so effizienten Retentions-Systeme ausbilden wie bei 47°N, der Anteil von POC am Partikelfluß muß also insgesamt höher sein. Tatsächlich hat POC mit 15,3% einen mehr als doppelt so hohen Anteil am Jahres-Partikelfluß wie im Gebiet bei 47°N mit nur 6,3%. Hätte sich die Sinkstoff-Falle, wie bei 47°N, in 350 m und nicht in 500 m befunden, wäre der Anteil von POC sicherlich noch höher gewesen. In beiden Gebieten trug die Herbstblüte den größten Teil des Jahresflusses von Pigmenten und POC bei, aber auch während dieser Episode war das trophische System bei 47°N erheblich effizienter in der Limitierung des Verlustes von Nährstoffen. Der Partikelfluß bestand hier nur zu 9,6% aus POC, bei 58°N aber zu 51,3%. Dies bestätigt die Ergebnisse von TAKAHASHI *et al.* (1985), die die Wichtigkeit der Phytoplankton-Populationen bei Island für den Transport von CO<sub>2</sub> in das Innere des Atlantiks zeigten.



**Tab. 14:** Vergleich aller Gebiete. [ $\alpha$ : ZEITZSCHEL et al. (1990),  $\beta$ : JOCHEM und ZEITZSCHEL (1993),  $\gamma$ : PEINERT und PODEWSKI (1993)],  $\delta$ : PASSOW und PEINERT 1993,  $\epsilon$ : STIENEN, unveröffentlichte Daten. Alle Daten des Partikelflusses stammen aus den mit Formalin versetzten Tagesdriftern [18°N: 120 m, 33°N: 100 m, 47°N (August 1988): 150 m, 47°N (Mai 1989): 80 m, 58°N: 100 m]

	18°N (DEX I)	33°N (DEX II)	47°N (August 1988)	47°N (DEX III) vor Wechsel	47°N (DEX III) nach Wechsel	58°N (DEXIV) 29. und 30. Mai	58°N (DEXIV) 31. Mai bis 7. Juni
Primärprod. (mgC m <sup>-2</sup> Tag <sup>-1</sup> )	490 ± 282 $\beta$	213 ± 79 $\beta$	540	783 ± 178 $\alpha$	609 ± 176 $\alpha$	815 ± 74 $\alpha$	616 ± 97 $\alpha$
Fluß von POC (mg m <sup>-2</sup> Tag <sup>-1</sup> )	3,4 ± 1,5 $\gamma$	7,6 ± 2,1 $\gamma$	n.d.	34 ± 25 $\epsilon$	55 ± 47 $\epsilon$	178 ± 6,2 $\epsilon$	70 ± 25 $\epsilon$
Fluß der <i>a</i> -Chlorine (µg m <sup>-2</sup> Tag <sup>-1</sup> )	14 ± 8 $\gamma$	39 ± 27 $\gamma$	2,1	62 ± 38	87 ± 63	1477 ± 134	203 ± 136
Exportprod. (% POC von Primärprod.)	0,7 ± 0,3	3,6 ± 1,0	n.d.	4,4 ± 3,1	9,0 ± 7,7	22,1 ± 2,8	11,3 ± 4,9
Exportprod. (% <i>a</i> -Chlorine * 40 von Primärprod.)	0,1 ± 0,08	0,7 ± 0,5	0,02	0,3 ± 0,2	0,6 ± 0,4	7,2 ± 0,0	1,4 ± 1,1
Einfluß Kotballen (Phorbs/Chl. <i>a</i> )	n.d.	n.d.	1,0	4,4 ± 1,8	2,0 ± 0,5	2,0 ± 0,3	1,5 ± 0,5
dominante Klassen in den Sinkstoffen	Prym $\delta$	Diat $\delta$	Chlor	Diat	Diat	Diat	Diat

#### 4.3 Ausblick

Vor dem Hintergrund der besprochenen Zusammenhänge stellt sich die Frage nach den möglichen Auswirkungen einer Erwärmung der Atmosphäre auf die "biologische Pumpe". Da drei der im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Regionen in niederen und mittleren Breiten liegen, könnte hier eine Veränderung der Windstärke und der Häufigkeit von Stürmen einer der wichtigsten Einflüsse sein. Besonders in den Gebieten bei 18°N, 33°N und 47°N kommt es im Laufe des Jahres zu einer mehr oder weniger lange andauernden, saisonalen Stratifizierung der produktiven Schicht und damit zu einer Verknappung der allochthonen Nährsalze. Infolgedessen entstehen effektive Retentions-Systeme mit geringem vertikalen Kohlenstoff-Export. Eine Zunahme der Stärke und Häufigkeit von Stürmen würde diese Stratifizierung tiefer und öfter aufbrechen, was zu einer Zumischung von neuen Nährsalzen und damit zu "neuer", exportierbarer Produktion führen würde. Die über geologische Zeiträume in den Sedimenten festlegbare Kohlenstoff-Menge würde sich erhöhen. Wie gezeigt werden

konnte, ist das Gebiet bei 58°N mit seinem hohen ganzjährigen Anteil an Diatomeen in den Sinkstoffen charakteristisch für ein solches System. Die bisher entwickelten Klima-Modelle gehen aber eher von einer Abnahme der Intensität des Windes aus (IPCC 1990). Diese hängt hauptsächlich von dem Temperatur-Gradienten zwischen niederen und hohen Breiten ab. Die vorliegenden Berechnungen sagen eine relativ stärkere Erwärmung in den polwärtigen Regionen voraus, der Gradient wird also geringer. Zu erwarten ist dann eine Verringerung der Effektivität der "biologischen Pumpe". Mehr oder weniger stark regenerierende Systeme mit der Dominanz von Nano- und Piko-Phytoplanktern würden in ihrer Frequenz zunehmen, die Akkumulation von CO<sub>2</sub> in der Atmosphäre sich beschleunigen. Demgegenüber sagt eines der neuesten Modelle -unter Einbeziehung der Wolken- eine stärkere Erwärmung in den niederen Breiten voraus (TSELIODIS *et al.* 1993). Interessant sind in diesem Zusammenhang die Reaktionen der Populationen bei 18°N und 33°N auf die beobachteten Nährsalz-Intrusionen im unteren Bereich der euphotischen Zone, die zu einem erhöhten selektiven Absinken der dort lebenden Nano- bzw. Mikroplankter führten. Diese Intrusionen hatten andere Ursachen als die Durchmischung durch den Wind (s.o.). In Zukunft wird es nötig sein, diese Ereignisse näher zu untersuchen, da deren Bedeutung für den Transport von Kohlenstoff in das Innere der Ozeane noch nicht abschätzbar ist. Dazu müßten auch in diesen Gebieten Sinkstoff-Fallen in Jahresverankerungen ausgebracht werden. Wie am Beispiel der HPLC-Analysen von Proben aus der Wassersäule aber auch von den Sinkstoffen sowohl der Prozess-Studien als auch der Jahresverankerungen gezeigt werden konnte, eignen sich Pigmentmuster gut zur Beschreibung der jeweils vorherrschenden Produktions-Regime. Eine in diesem Zusammenhang sehr interessante Möglichkeit zeigt die Arbeit von JOHNSEN *et al.* (1993). Sie schlagen aufgrund ihrer Ergebnisse vor, Meßinstrumente einzusetzen, die -driftend oder verankert- die Attenuation in verschiedenen Wellenlängen-Bereichen der photosynthetisch aktiven Strahlung erfassen können. Bei geeigneter, von den in-vivo-Absorptions-Maxima der Markerpigmente abhängiger Wahl der Wellenlängen sollte es möglich sein, Hinweise auf Populations-Zusammensetzung und Sukzession des Phytoplanktons und somit auch auf den Charakter trophischer Systeme zu erhalten. In Bezug auf die Identifizierung und Quantifizierung besonders des Pikoplanktons zeigt die Ergänzung der HPLC-Technik durch die Durchfluß-Zytometrie gute Perspektiven. Bei Analysen der Pigmente in Sinkstoffen wird es wichtig sein, die teilweise nicht zuzuordnenden Abbauprodukte -insbesondere der Markerpigmente- zu identifizieren. Hier bietet sich die Massenspektrometrie als Ergänzung an.

## **5 ZUSAMMENFASSUNG**

Ziel der Arbeit war es, zeitliche Veränderungen des vertikalen Aufbaus, der Zusammensetzung sowie des Absinkens von Phytoplankton-Gemeinschaften mit Hilfe von Pigmenten und deren Abbauprodukten zu verfolgen und Mechanismen festzustellen, die diese Prozesse steuern.

Das Material für die HPLC-Pigmentanalysen stammte aus vier verschiedenen Gebieten des Nord-Atlantiks ( $18^{\circ}\text{N}/30^{\circ}\text{W}$ ,  $33^{\circ}\text{N}/21^{\circ}\text{W}$ ,  $47^{\circ}\text{N}/20^{\circ}\text{W}$  und  $58^{\circ}\text{N}/20^{\circ}\text{W}$ ). Im Rahmen der JGOFS-Pilotstudie wurden in diesen Gebieten im Zeitraum vom 27. März bis 8. Juni 1989 jeweils ein- bis zweiwöchige, Lagrange'sche Driftexperimente durchgeführt. Dabei sollte die sich nach Norden ausbreitende Frühjahrsblüte verfolgt und untersucht werden. Zusätzlich wurde im Gebiet bei  $47^{\circ}\text{N}/20^{\circ}\text{W}$  ein Jahr zuvor (7.-11. August 1988) eine Driftstudie unternommen.

Die Lagrange'sche Probennahme-Strategie konnte nur in den Gebieten bei  $33^{\circ}\text{N}$  und  $58^{\circ}\text{N}$  näherungsweise verwirklicht werden. Bei  $18^{\circ}\text{N}$  und  $47^{\circ}\text{N}$  verließen die driftenden Sinkstoff-Fallen fünf bis sechs Tage nach Beginn der Experimente die zunächst untersuchten Wasserkörper und gerieten in Fronten zu anderen Wassermassen. Die Driftstudie im August 1988 bei  $47^{\circ}\text{N}$  war wegen ihrer kurzen Dauer eher eine Momentaufnahme.

Auf ihren Pigment-Gehalt hin analysiert wurden sowohl Proben aus der Wassersäule als auch aus Sinkstoff-Fallen, die in verschiedenen Tiefen-Horizonten unterhalb der euphotischen Zone und der saisonalen Pyknokline drifteten sowie Kotballen, die bei Experimenten mit Zooplankton gewonnen wurden. Außerdem wurden auch Sinkstoffe aus jeweils einer Jahresverankerung bei  $47^{\circ}\text{N}/20^{\circ}\text{W}$  (Expositions-Zeit 26. Mai 1988 bis 30. April 1989) und  $59^{\circ}\text{N}/21^{\circ}\text{W}$  (Expositions-Zeit: 25. Juni 1989 bis 27. Mai 1990) untersucht.

Mit dem Ziel, den Beitrag einer jeden Klasse zum Gesamt-Chlorophyll *a* in Wassersäulen, Sinkstoffen und Fäzes zu ermitteln, wurden die klassenspezifischen Markerpigmente mit Hilfe ihrer aus der Literatur bekannten Verhältnisse zu Chlorophyll *a* in Chlorophyll-Äquivalente umgerechnet.

Die unterschiedlichen hydrographischen und chemischen Regime in den vier Untersuchungs-Gebieten drückten sich in signifikant verschiedenen Pigment-Mustern und damit Phytoplankton-Gemeinschaften aus. Jede dieser Gemeinschaften stellte einen anderen Reifungsgrad zwischen den Extremen eines turbulenten, eutrophen und eines stark geschichteten, oligotrophen Regimes dar. Im oligotrophen Gebiet bei  $18^{\circ}\text{N}/30^{\circ}\text{W}$  dominierte das Piko-Plankton (Cyanophyceae und Chlorophyll *b*-tragende Plankter). Die als Endstadien einer Frühjahrsblüte zu betrachtenden Situationen bei  $33^{\circ}\text{N}$  und  $47^{\circ}\text{N}$  (vor dem Wasserkörper-Wechsel) zeichneten sich durch eine starke Dominanz von Diatomeen (Fucoxanthin) aus, wobei bei  $33^{\circ}\text{N}$  der höhere Beitrag des Piko- (hauptsächlich Chlorophyll *b*-tragende Algen) und Nano-Planktons (hauptsächlich 19-Hexanoyl-oxy-Fucoxanthin,

also Prymnesiophyceae) auf ein schon weiter fortgeschrittenes Stadium hinwies. Die Untersuchungen bei 58°N und bei 47°N (August 1988 und Mai 1989, nach dem Wasserkörper-Wechsel) zeigten für Übergangs-Situationen typische Pigment-Signale, wobei in allen drei Fällen das Nanoplankton dominierte (bei 58°N und bei 47°N nach dem Wasserkörper-Wechsel, hauptsächlich Prymnesiophyceae, im August 1988 bei 47°N zusätzlich noch Chrysophyceae mit dem Pigment 19-Butanoyl-oxy-Fucoxanthin). Mit der jeweiligen Abnahme des Mikroplanktons (Diatomeen) und Zunahme des Nanoplanktons in diesen Übergangs-Situationen gewann auch -je nach Reifungsgrad- das Pikoplankton an Bedeutung, wobei besonders Chlorophyll-*b*- und Lutein- bzw. Prasinoxanthin-tragende Algen (Chloro- und Prasinophyceae) eine Rolle spielten. Wider Erwarten zeigten autotrophe Dinoflagellaten (Pigment Peridinin) in keinem der Untersuchungs-Gebiete größere Beiträge zum Gesamt-Chlorophyll *a*. Relativ bedeutend waren sie nur nach dem Wasserkörper-Wechsel bei 47°N (10% Anteil) und im selben Gebiet im August 1988 (16% Anteil).

Interessante Veränderungen der Gemeinschaften konnten im Verlauf der Drift-Experimente bei 18°N und 33°N beobachtet werden. Bei 18°N wurde durch eine Intrusion von subtropischem Salzgehalts-Maximum-Wasser in die Pyknokline die obere Schicht der Nutrikline angehoben. Dies transportierte Nährsalze in die vorher oligotrophen Tiefenhorizonte der euphotischen Zone und bewirkte eine starke Zunahme des Beitrages von Nano-Plankton (Prymnesio- und Chrysophyceae) in dieser Tiefe. Ähnlich bewirkten Nährsalz-Anreicherungen im unteren Bereich der euphotischen Zone bei 33°N eine relative Zunahme der Mikroplankter (Diatomeen). Der Wasserkörper-Wechsel bei 47°N konnte an teilweise abrupten Veränderungen der Pigmentmuster sowohl in der euphotischen Zone als auch in den Kotballen und Sinkstoffen erkannt werden.

Die Ansicht, daß es eine vertikal unterschiedliche Verteilung der einzelnen Klassen gibt, konnte durch die Pigment-Analysen unterstützt werden. Wichtigster Faktor schien demnach Adaptation an unterschiedliche Licht- und Nährsalzangebote zu sein. Dabei konnten die verschiedenen Vertikalverteilungen der Klassen in den einzelnen Gebieten hauptsächlich mit den verschiedenen Pigment-Zusammensetzungen und damit Absorptions-Eigenschaften der Zellen erklärt werden.

Der vertikale Export von organischem Material gestaltete sich in allen Gebieten sehr unterschiedlich. Den mit Abstand höchsten Vertikalfluß an Chlorophyll *a* und dessen Abbauprodukten Phaeophytine und -phorbide sowie Chlorophyllide (als Summe: *a*-Chlorine) zeigte das Gebiet bei 58°N. Hier konnte in den ersten beiden Tagen des Driftexperimentes ein pulsartiges Absinken beobachtet werden, wahrscheinlich hervorgerufen durch einen Sturm, der einen Tag vor Beginn der Studie über das Gebiet hinweggezogen war und signifikante Mengen des Phytoplanktons in Tiefen um 100 m gemischt hatte. Die Mindest-Exportproduktion (abgesunkene *a*-Chlorine bezogen auf die Primärproduktion)

betrug hier 7,2%. Auch an den Tagen danach zeigte der Export mit durchschnittlich 1,4% noch höhere Werte als alle anderen Gebiete. Ein Vergleich der Markerpigmente in der Wassersäule und den Sinkstoffen zeigte ein stark selektives Absinken von Diatomeen. Den geringsten Fluß von *a*-Chlorinen aller Untersuchungen zeigte das Gebiet bei 47°N im August 1988. Hier betrug die Mindest-Exportproduktion nur 0,02% der Primärproduktion, die Gemeinschaft war also äußerst effizient in der Retention von Nährstoffen. Die Markerpigmente zeigten geringe Anteile von Chlorophyll *b*. An zweiter Stelle in Bezug auf den Export (0,6-0,7%) standen die Gebiete bei 33°N und bei 47°N nach dem Wasserkörper-Wechsel, an dritter Stelle dasjenige bei 47°N vor dem Wasserkörper-Wechsel (0,3%). Hier zeigte sich ebenfalls ein selektives Absinken der Diatomeen. Eine noch geringere Exportproduktion wies das Gebiet bei 18°N mit 0,1% auf. Hier dominierten Prymnesiophyceae (Coccolithophoriden) die abgesunkene Pflanzen-Biomasse.

Den Einfluß von Fäzes auf das Absinkgeschehen kann an Hand des relativen Anteils von Phaeophorbiden in den Sinkstoffen abgeschätzt werden. Messungen hierfür liegen von den Gebieten bei 47 und 58°N vor. Danach war bei 47°N im August 1988 und bei 58°N der geringste, bei 47°N nach dem Wasserkörper-Wechsel der nächsthöhere und der größte Einfluß bei 47°N vor dem Wasserkörper-Wechsel zu beobachten. Vergleiche der Pigment-Signale in Kotballen von Zooplankton der Größenklasse 500-1000 µm ergaben, daß die Fäzes dieser Fraktion nur in den Gebieten bei 58°N und 47°N nach dem Wasserkörper-Wechsel zum Absinkgeschehen beigetragen haben konnten. Vorher mußten es eher die Fäzes der in großer Zahl vorhandenen Appendikularien gewesen sein, was auch das Vorhandensein der Pigmente von Piko-Planktern in den Sinkstoffen zeigte. Vergleiche des relativen Gehaltes an Pigmenten des Zooplanktons (z.B. Astaxanthin) in den Kotballen zeigten im Gegensatz zu 47°N bei 58°N eine Entwicklung der Zooplankton-Population zu mehr omnivorer Ernährungsweise. Die Analyse der für die einzelnen Klassen des Phytoplanktons spezifischen Pigmente in den Kotballen zeigte in beiden Gebieten die Bevorzugung nur einiger der vorhandenen Klassen als Futter. In den anderen Gebieten wurden keine Experimente mit Fäzes durchgeführt.

Die Ergebnisse der Pigmentanalysen der Sinkstoffe aus den Jahresverankerungen zeigten bei 59°N einen hohen ganzjährigen Beitrag der Diatomeen zum Absink-Geschehen. Im Gebiet bei 47°N dominierten die Diatomeen nur zur Frühjahrsblüte den vertikalen Fluß der Pigmente. Die aus den Prozess-Studien gewonnenen Erkenntnisse konnten zur Interpretation der Pigment-Muster in den Sinkstoffen der Jahresverankerungen herangezogen werden. Dabei zeigte sich, daß diese Muster sich gut dazu eignen, Rückschlüsse auf die saisonale Abfolge verschiedener Produktions-Regime zu ziehen.

Im Rahmen von Laborexperimenten wurden Chloroform, Formalin, Natriumazid, Quecksilberchlorid und Glutaraldehyd in jeweils zwei verschiedenen Konzentrationen auf ihre Konservierungs-Effizienz im Hinblick auf Pigmente und deren Derivate sowie POC und PON geprüft. Ebenso wurde die Fähigkeit dieser Substanzen getestet, die bakterielle Aktivität zu unterdrücken. Als effizienteste Mittel, besonders für Pigmente, erwiesen sich Natriumazid und Glutaraldehyd. Während der Driftexperimente wurden Parallel-Fallen ausgesetzt, von denen nur eine ein Konservierungsmittel (Formalin) enthielt. Aus den vergleichenden Pigment-Analysen dieser Sinkstoffe war ersichtlich, daß es -auch bei kurzen Expositionszeiten der Fallen- besser ist, mit einem Konservierungsmittel zu arbeiten, um unerwünschte Zooplankton-Aktivitäten in den Fallen zu vermeiden.

---

## **6 LITERATUR**

- ALLDREDGE A.L. und M. SILVER (1988) Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.* **20**: 41-82
- ALLDREDGE A.L. und C. GOTSCHALK (1989) Direct observation of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocity and formation of diatom aggregates. *Deep-Sea Res.* **36**: 159-171
- ANDERSON G.C. (1969) Subsurface chlorophyll maximum in the north-east Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 386-391
- ANGEL M.V. (1988) Does mesopelagic biology affect vertical flux ? In: *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. M.J.R. FASHAM (ed.), Plenum Press: 475-516
- ARHAN M. und A.C. DE VERDIERE (1985) Dynamics of eddy motions in the eastern North Atlantic. *J. Phys. Oceanogr.* **15**: 153-170
- ARPIN N., W.A. SVEC und S. LIAAEN-JENSEN (1976) New fucoxanthin-related carotenoids from *Coccolithus huxleyi*. *Phytochemistry* **15**: 529-532
- BAKER E.W. und G.D. SMITH (1973) Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, Vol. XX (U.S. Government Printing Office, Washington): 943
- BANSE K. (1990) New views on the degradation and disposition of organic particles as collected by sediment traps in the open sea. *Deep-Sea Res.* **37** (7): 1177-1195
- BARLOW R.G., R.F.C. MANTOURA, M.A. GOUGH und T.W. FILEMAN (1993) Pigment signatures of the phytoplankton composition in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom. *Deep-Sea Res.* II, **40** (1/2): 459-477
- BARRETT J. Und S.W. JEFFREY (1971) A note on the occurrence of chlorophyllase in marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **7**: 255-262
- BATHMANN U.V. (1988) Mass occurrence of *Salpa fusiformis* in the spring of 1984 off Ireland: implications for sedimentation processes. *Marine Biology* **97**: 127-135
- BATHMANN U. und G. LIEBEZEIT (1986) Chlorophyll in copepod fecal pellets: changes in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. *Marine Ecology* **7**: 59-73
- BATHMANN U.V., T.T. NOJI, M. VOSS und R. PEINERT (1987) Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38**: 45-51

- BAZZAZ M.B. und C.A. REBEIZ (1979) Spectrofluorometric determination of chlorophyll(ide) *a* und *b* and phaeophytin (or phaeophorbide) *a* and *b* in unsegregated pigment mixtures. *Photochem. Photobiol.* **30**: 709-721
- BEERS J.R., J.D. TRENT, F.M.H. REID und A.L. SHANKS (1986) Macroaggregates and their phytoplanktonic components in the southern California Bight. *J. Plankton Res.* **8** (3): 475-487
- BERGER R., S. LIAAEN-JENSEN, V. MC ALISTER und R.R.L. GUILLARD (1977) Carotenoids of Prymnesiophyceae. *Biochem. Syst. Ecol.* **5**: 71-75
- BIDIGARE R.R. (1989) Photosynthetic pigment composition of the brown tide alga: unique chlorophyll and carotenoid derivatives. *Coastal and Estuarine Studies* **35**: 57-75
- BIDIGARE R.R., T.J. FRANK, C. ZASTROW und J.M. BROOKS (1986) The distribution of algal chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res.* **33**: 923-937
- BIDIGARE R.R., R.C. SMITH, K.S. BAKER und J. MARRA (1987) Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations. *Global Biogeochemical Cycles* **1**: 171-186
- BIDIGARE R.R., O. SCHOFIELD und B.B. PREZELIN (1989) Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **56**: 177-188
- BIDIGARE R.R., J. MARRA, T.D. DICKEY, R. ITURRIAGA, K.S. BAKER, R.C. SMITH und H. PAK (1990) Evidence for phytoplankton succession and chromatic adaptation in the Sargasso Sea during spring 1985. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **60**: 113-122
- BIDIGARE R.R., M.E. ONDRUSEK, J.H. MORROW und D.A. KIEFER (1990a) *In vivo* absorption properties of algal pigments. *Ocean Optics* **1302**: 290-302
- BIENFANG P.K. (1980) Phytoplankton sinking rates in oligotrophic waters off Hawaii, USA. *Marine Biology* **61**: 69-77
- BIENFANG P.K. (1981) Sinking rates of heterogeneous, temperate phytoplankton populations. *J. Plankton Res.* **3**: 235-253
- BISHOP J.K.B., M.H. CONTE, P.H. WIEBE, M.R. ROMAN und C. LANGDON (1986) Particulate matter production and consumption in deep mixed layers: observations in a warm-core ring. *Deep-Sea Res.* **33**: 1813-1841



- BJORNLAND R., F. PENNINGTON, F. HAXO und S. LIAAEN-JENSEN (1984) Carotenoids of Chrysophyceae and Dinophyceae - "*Coc. min.* Haltenbanken" and *Gymnodinium breve* (Florida red tide). Abstr. 7th Int. IUPAC Symposium on Carotenoids, Munich: 26
- BJORNLAND T., C. PEREIRA, S. LIAAEN-JENSEN, R.R.L. GUILLARD und R.R. BIDDIGARE (1987) Pigment distribution patterns in oceanography: Carotenoids of the microflagellate MC-1. Abstr. 8th Int. IUPAC Symposium on Carotenoids, Boston: 39
- BJORNLAND T., R.R.L. GUILLARD und S. LIAAEN-JENSEN (1988) *Phaeocystis* sp. clone 667-3 - a tropical marine planktonic prymnesiophyte with fucoxanthin and 19-acyloxyfucoxanthin as chemosystematic carotenoid markers. Biochem. Syst. Ecol. 16: 445-452
- BODUNGEN B. von, V.S. SMETACEK, M.M. TILZER und B. ZEITZSCHEL (1986) Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. Deep-Sea Res. 33: 177-194
- BODUNGEN B. von, G. FISCHER, E.M. NÖTHIG und G. WEFER (1987) Sedimentation of krill faeces during spring development of phytoplankton in Bransfield Strait, Antarctica. Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Universität Hamburg, SCOPE/UNEP Sdb. 62: 243-257
- BOOTH B.C. (1987) The use of autofluorescence for analyzing oceanic phytoplankton communities. Bot. Marina 30: 101-108
- BRAUMANN T. und L.H. GRIMME (1981) Reversed phase HPLC of chlorophylls and carotenoids. Biochim. Biophys. Acta 637: 8-17
- BROECKER W.S. (1987) Unpleasant surprises in the greenhouse. Nature 328: 123-126
- BROWN T.E. und F.T. RICHARDSON (1968) The effect of growth environment on the physiology of algae: light intensities. J. Phycol. 4: 38-54
- BUAT-MENARD P., G. JACQUES, A. MOREL und M. SIBUET (1992) L'opération EUMELI dans la zone tropicale de l'Atlantique nord. Le Courrier de JGOFS-France 1: 7-11
- BUMA A.G.J., P. TREGUER, G.W. KRAAY und J. MORVAN (1990) Algal pigment patterns in different watermasses of the Atlantic sector of the Southern Ocean during fall 1987. Polar Biol. 11: 55-62

- BURKILL P.H., R.F.C. MANTOURA, C.A. LLEWELLYN und N.J.P. OWENS (1987) Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Marine Biology* 93: 581-590
- BUTMAN C.A. (1984) Initial settlement of marine invertebrate larvae: the role of passive sinking in a near-bottom turbulent flow environment. Dissertation, Woods Hole Oceanogr. Inst. / Massachusetts Inst. Techn., WHOI-84-18, 535 pp
- CARON L., H. JUPIN und C. BERKALOFF (1983) Effects of light quality on chlorophyll-forms Ca 684, Ca 690 und Ca 699 of the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *PS Res.* 4: 21-33
- CARPENTER S.R. und A.M. BERGQUIST (1985) Experimental tests of grazing indicators based on chlorophyll *a* degradation products. *Arch. Hydrobiol.* 102: 303-317
- CARPENTER S.R., M.M. ELSER und J.J. ELSER (1986) Chlorophyll production, degradation and sedimentation: Implications for palaeolimnology. *Limnol. Oceanogr.* 31: 112-124
- CARRETO J.I. und J.A. CARTOGGIO (1976) Variations in pigment content of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* during growth. *Marine Biology* 36: 105-112
- CARRETO J.I., S.G. DE MARCO und V.A. LUTZ (1989) UV-absorbing pigments in the Dinoflagellates *Alexandrium excavatum* and *Prorocentrum micans*. Effects of light intensity. In: Red tides: Biology environmental science and toxicology. OKAICHI, ANDERSON and NEMOTO (eds.), Elsevier Science Publishing Co.: 333-336
- CASTILLO R., G. NEGRES-SADARGUES und G. LENEL (1982) General survey of carotenoids in crustaceans. In: Carotenoid chemistry and biochemistry. BRITTON G. und T. GOODWIN (eds.), Oxford University Press, London: 221-224
- CHAN A.T. (1988) Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II: Relationship between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll *a* ratio. *J. Phycol.* 16: 428-432
- CHAPMAN D.J. (1966) Three new carotenoids isolated from algae. *Phytochemistry* 5: 1331-1333
- CHIPMAN D.W., J. MARRA und T. TAKAHASHI (1993) Primary production at 47°N and 20°W in the North Atlantic Ocean: a comparison between the <sup>14</sup>C incubation method and the mixed layer carbon budget. *Deep-Sea Res. II*, 40 (1/2): 151-169

- 
- CHISHOLM S.W., R.J. OLSON, E.R. ZETTLER, R. GOERICKE, J.B. WATERBURY und N.A. WELSCHMEYER (1988) A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* **334**: 340-343
- CONOVER R.J., R. DURVASULA, S. ROY und R. WANG (1986) Probable loss of chlorophyll-derived pigments during passage through the gut of zooplankton, and some consequences. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 878-887
- DALEY R.J. (1973) Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. II. Bacterial, viral and herbivore grazing effects. *Arch. Hydrobiol.* **72**: 409-439
- DALEY R.J. und S.R. BROWN (1973) Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. I. Physiological and environmental effects. *Arch. Hydrobiol.* **72**: 277-304
- DAM H.G., C.A. MILLER und S.H. JONASDOTTIR (1993) The trophic role of mesozooplankton at 47°N, 20°W during the North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 197-212
- DECKERS M. (1991) Artenzusammensetzung, Biomasse und Sedimentation des Phytoplanktons von zwei Driftexperimenten im Nordostatlantik im Mai/Juni 1989. Diplomarbeit, Inst. für Meereskunde, Kiel, 87pp
- DERENBACH J. (1969) Zur Homogenisation des Phytoplanktons für die Chlorophyllbestimmung. *Kieler Meeresforschungen XXV* (1): 166-171
- DICKSON R.R. (1983) Global summaries and intercomparisons: flow statistics from long-term current meter moorings. In: *Eddies in marine science*, A.R. ROBSON (ed.) Springer, New York: 278-328
- DUCKLOW H.W., D.L. KIRCHMAN, H.L. QUINBY, C.A. CARLSON und H.G. DAM (1993) Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 245-263
- DUGDALE R.C. (1967) Nutrient limitation in the sea: dynamics identification and significance. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 685-695
- DUGDALE R.C. und J.J. GOERING (1967) Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 196-206
- EDLER L. (1979) Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea - Phytoplankton and chlorophyll. *The Baltic Mar. Biol. Publ.* **5**: 1-38
- EPPLEY R.W., R.W. HOLMES und J.D. STRICKLAND (1967) Sinking rates of phytoplankton measured with a fluorometer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **1**: 191-208

- EPPLEY R.W., J.N. ROGERS und J.J. MC CARTHY (1969) Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 912-920
- EPPLEY R.W., E.H. RINGER, E.L. VENRICK und M.M. MULLIN (1973) A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **18**: 534-551
- EPPLEY R.W. und B.J. PETERSON (1979) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* **282**: 677-680
- ESAIAS W., G.C. FELDMAN, C.R. McLAIN und J.A. ELROD (1986) Monthly satellite-derived phytoplankton pigment distribution for the North Atlantic Ocean basin. *EOS* **68**: 835-937
- EVERITT D.A., S.W. WRIGHT, J.K. VOLKMAN, D.P. THOMAS und E.J. LINDSTROM (1990) Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep-Sea Res.* **37**: 975-997
- FIELD J.G., K.R. CLARKE und R.M. WARWICK (1982) A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 37-52
- FIKSDAHL A., P. FOSS, S. LIAAEN-JENSEN und H.W. SIEGELMAN (1983) Carotenoids of blue-green algae. II. Carotenoids of chromatically adapted cyanobacteria. *Comp. Biochem. Physiol.* **76B**: 599-601
- FISCHER H. und H. GRASSL (1989) Strahlentransportrechnungen in Klimamodellen. In: *Physikalische Grundlagen neuer Klimamodelle. Dokumentation der Arbeitsgemeinschaft der Großforschungseinrichtungen, Bonn-Bad Godesberg, Nr. 6* (1989), 35 pp
- FOGG G.E. (1986) Light and ultraphytoplankton. *Nature* **319**: 96
- FOOKES C.J.R. und S.W. JEFFREY (1989) The structure of chlorophyll *c*3, a novel marine photosynthetic pigment. *Chemical Communications* **23**: 1827-1828
- FOSS P., R.R.L. GUILLARD und S. LIAAEN-JENSEN (1984) Prasinoxanthin - a chemosystematic marker for algae. *Phytochemistry* **23**: 1629-1633
- FOSS P., R.R.L. GUILLARD und S. LIAAEN-JENSEN (1986) Carotenoids from eucariotic ultraplankton clones (Prasinophyceae). *Phytochemistry* **25**: 119-124
- FOWLER S.W. und G.A. KNAUER (1986) Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanogr.* **16**: 147-194

- 
- FURUYA K. und R. MARUMO (1983) The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* **5**: 393-406
- GARDNER W.D. (1985) The effect of tilt on sediment trap efficiency. *Deep-Sea Res.* **32**: 349-361
- GARDNER W.D., I.D. WALSH und M.J. RICHARDSON (1993) Biophysical forcing of particle production and distribution during a spring bloom in the North Atlantic. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 171-195
- GARSIDE C. und J.C. GARSIDE (1993) The "f"-ratio on 20°W during the North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 75-90
- GIESKES W.W.C. und G.W. KRAAY (1983a) Unknown Chlorophyll *a* derivatives in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC analysis. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 757-766
- GIESKES W.W.C. und G.W. KRAAY (1983b) Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology* **75**: 179-185
- GIESKES W.W.C. und M. ELBRÄCHTER (1986) Abundance of nanoplankton-size chlorophyll-containing particles caused by diatom disruption in surface waters of the Southern Ocean (Antarctic Peninsula region). *Netherlands Journal of Sea Research* **20**: 291-303
- GIESKES W.W.C. und G.W. KRAAY (1986a) Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology* **91**: 567-576
- GIESKES W.W.C. und G.W. KRAAY (1986b) Analysis of phytoplankton pigments by HPLC before, during and after mass occurrence of the microflagellate *Corymbellus aureus* during the spring bloom in the open northern North Sea in 1983. *Marine Biology* **92**: 45-52
- GIESKES W.W.C., G.W. KRAAY, A. NONTJI, D. SETIAPERMANA und SUTOMO (1988) Monsoonal alteration of a mixed and a layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the Banda Sea (Indonesia): a mathematical analysis of algal fingerprints. *Netherlands Journal of Sea Research* **22**: 123-137
- GIGUERE L.A., J.-F. ST-PIERRE, B. BERNIER, A. VEZINA und J.-G. RONDEAU (1989) Can we estimate the true weight of zooplankton samples after chemical preservation? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 522-527

- GLOVER H.E. (1986) The physiology and ecology of marine cyanobacteria. *Synechococcus* sp.. In: Advances in Aquatic Microbiology. H.W. JANNASCH und P.J. LE B WILLIAMS (eds.), Academic Press, New York 3: 49-107
- GLOVER H.E., A.E. SMITH und L. SHAPIRO (1985) Diurnal variations in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction. *J. Plankton Res.* 7: 519-535
- GLOVER H.E., M.D. KELLER und R.R.L. GUILLARD (1986) Light quality and oceanic ultra-phytoplankters. *Nature* 319: 142-143
- GLOVER D.M. und P.G. BREWER (1988) Estimates of wintertime mixed layer nutrient concentrations in the North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 35: 1525-1546
- GOCKE K. (1975) Studies on short-term variations of heterotrophic activity in the Kiel Fjord. *Marine Biology* 33: 49-55
- GOLDMAN J.C. und D.A. CARON (1985) Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep-Sea Res.* 32: 889-915
- GOLDMAN J.C. (1988) Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. In: Toward a theory of biological-physical interactions in the world ocean. B.J. ROTHCHILD (ed.), Kluwer Academic Publishers, 273-296
- GOWING M.M. und M.W. SILVER (1985) Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. *J. Mar. Res.* 43: 395-418
- GRAN H.H. (1931) On the conditions for the production of plankton in the sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 75: 37-46
- GUERRERO F., V. RODRIGUEZ, B. BAUTISTA und F. JIMENEZ-GOMEZ (1988) Procesos de formación y pérdida de feopigmentos en sistemas pelágicos: evaluación en condiciones de laboratorio. *Inv. Pesq.* 52 (3): 437-449
- GUILLARD R.R.L., L.S. MURPHY, P. FOSS und S. LIAAEN-JENSEN (1985) *Synechococcus* spp. as likely zeaxanthin-dominant ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 30: 412-414
- HAGER A. und T. MEYER-BERTENRATH (1967) Die Identifizierung der an Dünnschichten getrennten Carotinoide grüner Blätter und Algen. *Planta* 76: 149-168
- HAGER A. und H. STRANSKY (1970a) Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen - III. Grünalgen. *Arch. Mikrobiol.* 72: 68-83

- HAGER A. und H. STRANSKY (1970b) Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen - V. Einzelne Vertreter der Cryptophyceae, Euglenophyceae, Bacillariophyceae, Chrysophyceae und Phaeophyceae. Arch. Mikrobiol. **73**: 77-89
- HAJIBRAHIM S.K., P.J.C. TIBBETS, C.D. WATTS, J.R. MAXWELL und G. EGLINGTON (1978) Analysis of carotenoids and porphyrin pigments of geochemical interest by HPLC. Anal. Chem. **50**: 549-553
- HALLEGRAEFF G.M. (1981) Seasonal study of phytoplankton pigments and species at a coastal station off Sydney: importance of diatoms and the nanoplankton. Marine Biology **61**: 107-118
- HALLEGRAEFF G.M. und S.W. JEFFREY (1985) Description of new chlorophyll *a* alteration products in marine phytoplankton. Deep-Sea Res. **32**: 697-705
- HARBISON G.R. und V.L. MC ALISTER (1979) The filter-feeding rates and particle retention efficiencies of three species of *Cyclosalpa* (Tunicata, Thaliacea). Limnol. Oceanogr. **24**: 875-892
- HARRISON P.J. und C.D. DAVIS (1979) The use of outdoor phytoplankton continuous cultures to analyze factors influencing species selection. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **41**: 9-23
- HARRISON W.G., E.J.H. HEAD, E.P.W. HORNE, B. IRWIN, W.K.W. LI, A.R. LONGHURST, M.A. PARANJAPPE und T. PLATT (1993) The western North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II, **40** (1/2): 279-305
- HAWKINS A.J.S., B.L. BAYNE, R.F.C. MANTOURA, C.A. LLEWELLYN und E. NAVARRO (1986) Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel, *Mytilus edulis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **96**: 213-223
- HAXO F.T. (1985) Photosynthetic action spectrum of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae): 19'hexanoyloxyfucoxanthin as antenna pigment. J. Phycol. **21**: 282-287
- HEAD E.J.H. und L.R. HARRIS (1992) Chlorophyll and carotenoid transformation and destruction by *Calanus* spp. grazing on diatoms. Mar. Ecol. Prog. Ser. **86**: 229-238
- HEAD E.J.H. und E.P.W. HORNE (1993) Pigment transformation and vertical flux in an area of convergence in the North Atlantic. Deep-Sea Res. II, **40** (1/2): 329-346
- HEALEY F.P., J. COOMBS und B.E. VOLCANI (1967) Changes in pigment content of the diatom *Navicula pelliculosa* (Breb.) Hilse in silicon-starvation synchrony. Arch. Mikrobiol. **59**: 131-142

- 
- HERBLAND A. und B. VOITURIEZ (1979) Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.* **37**: 87-101
- HITCHCOCK G.L., C. LANGDON und T.J. SMAYDA (1987) Short-term changes in the biology of a Gulf Stream warm-core ring: phytoplankton biomass and productivity. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 919-928
- HODGSON G.W., B.L. BAKER und E. PEAKE (1967) In: *Fundamental Aspects of Petroleum Geochemistry*. B. NAGY und U. COLOMBO (eds.), Elsevier, New York: 242
- HOLDEN M. (1963) The purification and properties of chlorophyllase. *Photochem. Photobiol.* **2**: 175-180
- HONJO S. und K.W. DOHERTY (1988) Large aperture time-series oceanic sediment traps; design objectives, construction and application. *Deep-Sea Res.* **35**: 133-149
- HONJO S. und S.J. MANGANINI (1993) Annual biogenic particle fluxes to the interior of the North Atlantic Ocean; studied at 34°N 21°W and 48°N 21°W. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 587-607
- HOOKS C.E., R.R. BIDIGARE, M.D. KELLER und R.R.L. GUILLARD (1988) Coccoid eukaryotic marine ultraplankters with four different HPLC pigment signatures. *J. Phycol.* **24**: 571-580
- IPCC (1990) *Climate change: The IPCC scientific Assessment*. J.T. HOUGHTON, G.J. JENKINS und J.J. EPHRAUMS (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 364pp
- IPCC (1992) *Climate change 1992: The supplementary report to the IPCC scientific assessment*. J.T. HOUGHTON, B.A. CALLANDER und S.K. VARNEY (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 200pp
- JACOBSEN T.R. (1978) A quantitative method for the separation of chlorophylls *a* and *b* from phytoplankton pigments by high pressure liquid chromatography. *Mar. Sci. Commun.* **4**: 33-47
- JEFFREY S.W. (1974) Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Marine Biology* **26**: 101-110
- JEFFREY S.W. (1976) A report of green algal pigments in the central North Pacific Ocean. *Marine Biology* **37**: 33-37
- JEFFREY S.W. (1980) Algal pigment systems. In: *Primary Productivity in the Sea*. P. FALKOWSKI (ed.) Plenum Press, New York: 33-58



- JEFFREY S.W. und G.F. HUMPHREY (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c1*, *c2* in higher plants and phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pfl.* **167**: 191-194
- JEFFREY S.W. und G.M. HALLEGRAEFF (1987) Chlorophyllase distribution in ten classes of phytoplankton: a problem for chlorophyll analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35**: 293-304
- JEFFREY S.W. und S.W. WRIGHT (1987) A new spectrally distinct component in preparations of chlorophyll *c* from the micro-alga *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae). *Biochim. Biophys. Acta* **894**: 180-188
- JEFFREY S.W., M. SIELICKI und F.T. HAXO (1975) Chloroplast pigment patterns in dinoflagellates. *J. Phycol.* **11**: 374-384
- JENSEN A. und E. SAKSHAUG (1973) Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheimsfjord. II. Chloroplast pigments in relation to abundance and physiological state of the phytoplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **11**: 137-155
- JERLOV N.G. (1959) Maxima in the vertical distribution of particles in the sea. *Deep-Sea Res.* **5**: 173-184
- JERLOV N.G. (1976) *Marine optics*. Elsevier Scientific Publ., 231pp
- JGOFS (1990) Science Plan. JGOFS Report 5, Scientific Committee on Ocean Research, Halifax, 61 pp
- JOCHM F.J. und B. ZEITZSCHEL (1993) Productivity regime and phytoplankton size structure in the tropical North Atlantic in spring 1989. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 495-519
- JOHANSEN J.E., W.A. SVEC, S. LIAAEN-JENSEN und F.T. HAXO (1974) Carotenoids of the Dinophyceae. *Phytochemistry* **13**: 2261-2271
- JOHNSEN G., S. SAMSET, L. GRANSKOG und E. SAKSHAUG (1993) *In vivo* absorption characteristics in 10 classes of bloom-forming phytoplankton: Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation by means of discriminant and HPLC analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* (im Druck)
- JOINT I., A. POMROY, G. SAVIDGE und P. BOYD (1993) Size-fractionated primary productivity in the northeast Atlantic in May - July 1989. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 423-440
- KANA T.N., P.M. GLIBERT, R. GOERICKE und N.A. WELSCHMEYER (1988) Zeaxanthin and  $\beta$ -carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance. *Limnol. Oceanogr.* **33** (6/2): 1623-1627

- KARRASCH B. (1992) Systemökologische Analyse mariner Pelagialsysteme auf der Basis von mikrobiologisch / planktologischen Variablen und pDNA-Messungen. Dissertation, Inst. für Meereskunde, Kiel, 197pp
- KIEFER D.A., R.J. OLSEN und O. HOLM-HANSEN (1976) Another look at the nitrit and chlorophyll maxima in the central North Pacific. *Deep-Sea Res.* 23: 1199-1208
- KLEIN B., W.W.C. GIESKES und G.W. KRAAY (1986) Digestion of chlorophylls and carotenoids by the marine protozoan *Oxyrrhis marina* studied by HPLC analysis of algal pigments. *J. Plankton Res.* 8: 827-936
- KLEIN B. (1988) Variations of pigment content in two benthic diatoms during growth in batch cultures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115: 237-248
- KLEPPEL G.S. (1988) Plant and animal pigments as trophodynamic indicators. In: *Marine organisms as indicators*. SOULE D.F. und G.S. KLEPPEL (eds.) Springer, Berlin: 73-90
- KLEPPEL G.S. und R.E. PIEPER (1984) Phytoplankton pigments in the gut contents of planktonic copepods from coastal waters off southern California. *Marine Biology* 78: 193-198
- KLEPPEL G.S., D. FRAZEL, R.E. PIEPER und D.V. HOLLIDAY (1988) Natural diets of zooplankton off southern California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 449: 231-241
- KNAUER G.A., J.H. MARTIN und D.M. KARL (1984) The flux of particulate matter out of the euphotic zone. *Global Ocean Flux Study, Proc. Workshop U.S. Natl. Acad.*: 136-150
- KNIGHT R. und F.C. MANTOURA (1985) Chlorophyll and carotenoid pigments in Foraminifera and their symbiotic algae: analysis by high performance liquid chromatography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 241-249
- KOEVE W., R.W. EPPLEY, S. PODEWSKI und B. ZEITZSCHEL (1993) An unexpected nitrate distribution in the tropical North Atlantic at 18°N, 30°W - implications for new production of tropical waters. *Deep-Sea Res. II*, 40 (1/2): 521-536
- KOEVE W., S. PODEWSKI, F. POLLEHNE, M. DECKERS, B. ZEITZSCHEL, F.J. JOCHEM und A. DETMER (1993a) Quantifizierung der Bildung, Umsetzung und Sedimentation biogener Partikel im Nordatlantik bei 47°N, 20°W - erste Ergebnisse der METEOR-Reise 21 (1-3,6). *Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen* 33: 36-37
- KRAUSS W., R. DÖSCHER, A. LEHMANN und T. VIEHOFF (1990) On eddy scales in the eastern and northern North Atlantic Ocean as a function of latitude. *J. Geophys. Res.* 95: 18.049-18.056

- LEGENDRE L. und J. LEFEVRE (1989) Hydrodynamic singularities as controls of recycled versus export production in oceans. In: Productivity of the oceans: present and past. Wiley, New York: 49-64
- LENZ J., A. MORALES und J. GUNKEL (1993) Mesozooplankton standing stock during the North Atlantic spring bloom study in 1989 and its potential grazing pressure on phytoplankton: a comparison between low, medium and high latitudes. Deep-Sea Res. II, 40 (1/2): 559-572
- LI W.K.W., P.M. DICKIE, W.G. HARRISON und B.D. IRWIN (1993) Biomass and production of bacteria and phytoplankton during the spring bloom in the western North Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. II, 40 (1/2): 307-328
- LIAAEN-JENSEN S. (1977) Algal carotenoids and chemosystematics. In: Marine Natural Products Chemistry. D.J. FAULKNER und W.M. FENICAL (eds.), NATO Conf. Ser. IV, Plenum, New York: 239-259
- LIAAEN-JENSEN S. (1985) Carotenoids of lower plants - recent progress. Pure and Appl. Chem. 57: 649-658
- LIBBERT E. (1987) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. G. Fischer, Stuttgart, 434pp
- LIEBEZEIT G. (1980) Chlorophyll *a* in marine phytoplankton: Separation by HPLC and specific fluorometric detection. J. High Res. Chromatogr. Com. 3: 531-533
- LOCHTE K. und O. PFANNKUCHE (1987) Cyclonic cold-core eddy in the eastern North Atlantic - II. Nutrients, phytoplankton and bacterioplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 39: 153-164
- LONGHURST A.R. (1976) Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res. 23: 729-754
- LONGHURST A.R. und R. WILLIAMS (1979) Materials for plankton modelling: vertical distribution of Atlantic zooplankton in summer. J. Plankton Res. 1: 1-28
- LONGHURST A.R. und W.G. HARRISON (1989) The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. Prog. Oceanogr. 22: 47-123
- LONGHURST A.R., A.W. BEDO, W.G. HARRISON, E.J.H. HEAD und D.D. SAMEOTO (1990) Vertical flux of respiratory carbon by oceanic diel migrant biota. Deep-Sea Res. 37: 685-694
- LORENZEN C.J. (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12: 343-346

- LORENZEN C.J. (1967a) Vertical distribution of chlorophyll and phaeo-pigments: Baja California. *Deep-Sea Res.* **14**: 735-745
- LORENZEN C.J. und J.N. DOWNS (1986) The specific absorption coefficients of chlorophyllide *a* and pheophorbide *a* in 90% acetone, and comments on the fluorometric determination of chlorophyll and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.* **31** (2): 449-452
- LORENZEN C.J. und N.A. WELSCHMEYER (1983) The in situ sinking rates of herbivore fecal pellets. *J. Plankton Res.* **5**: 929-933
- LOUDA J.W. und E.W. BAKER (1986) The biogeochemistry of chlorophyll. In: *Organic marine geochemistry*. SOHN M.N. (ed.) ACS Symposium Series, American Chemical Society, Washington DC: 108-126
- MADIN L.P. und C.M. CETTA (1984) The use of gut fluorescence to estimate grazing by oceanic salps. *J. Plankton Res.* **6**: 475-492
- MANTOURA R.F.C. und C.A. LLEWELLYN (1983) The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Analyt. Chim. Acta* **151**: 297-314
- MARGALEFR. (1978) Life-forms of the phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologia Acta* **1** (4): 493-509
- MARRA, J.T., T. TAKAHASHI, R. WILLIAMS, N. WILLIAMS, D. REPETA und H. DUCKLOW (1990) North Atlantic Bloom Study (JGOFS 1989, Leg 2): Nutrient and phytoplankton relationships, *EOS* **71** (2): 66
- MARTENS P. (1992) Zooplankton community respiration during the JGOFS pilot study. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **46**: 117-135
- MORALES A. (1993) Vertikale und regionale Verteilung des Mesozooplanktons im Nordostatlantik unter der besonderen Berücksichtigung der Copepoden. Dissertation, Inst. für Meereskunde, Kiel, 191pp
- MURPHY L.S. und E.M. HAUGEN (1985) The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 47-58
- NELSON J.R. (1986) Phytoplankton carotenoids as organic tracers in marine particulate organic matter. Dissertation., University of California, San Diego, 309pp
- NELSON J.R. (1989) Phytoplankton pigments in macrozooplankton feces: variability in carotenoid alterations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**: 129-144

- NELSON J.R. (1993) Rates and possible mechanisms of light-dependent degradation of pigments in detritus derived from phytoplankton. *J. Mar. Res.* **51**: 155-179
- NEVEAUX J. (1982) Pigments du phytoplancton: composition et activite photochimique des chlorophylles, signification ecologique de la fluorescence *in vivo* de la chlorophylle *a*. Dissertation, Universite P. und M. Curie, Paris, 146pp
- NEVEAUX J., D. DELMAS, J.C. ROMANO, P. ALGARRA, L. IGNATIADES, A. HERBLAND, P. MORAND, A. NEORI, D. BONIN, J. BARBE, A. SUKENIK und T. BERMAN (1990) Comparison of chlorophyll and pheopigment determinations by spectrophotometric, fluorometric, spectrofluorometric and HPLC methods. *Marine Microbial Food Webs* **4** (2): 217-238
- ONDRUSEK M.E., R.R. BIDIGARE, S.T. SWEET, D.A. DEFREITAS und J.M. BROOKS (1991) Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific Ocean in relation to physical and optical variability. *Deep-Sea Res.* **38**: 243-266
- OWENS T.G. und E.R. WOLD (1986) Light-harvesting function in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. I. Isolation and characterization of pigment-protein complexes. *Plant. Physiol.* **80**: 732-738
- PAANAKKER J.E. und G.M. HALLEGRAEFF (1978) A comparative study of carotenoid pigmentation of the zooplankton of Lake Maarsseveen (Netherlands) and Lac Pavin (Auvergne, France). I. Chromatographic characterization of carotenoid pigments. *Comp. Biochem. Physiol.* **60** (B): 51-58
- PAERL H.W., J. TUCKER und P.T. BLAND (1983) Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 847-857
- PASSOW U. und R. PEINERT (1993) The role of plankton in particle flux: two case studies from the northeast Atlantic. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 573-585
- PEINERT R., B. VON BODUNGEN und V.S. SMETACEK (1989) Food web structure and loss rate. In: *Productivity of the ocean: present and past*. W.H. BERGER, V.S. SMETACEK und G. WEFER (eds.), Dahlem Konferenzen: 35-48
- PEINERT R. und S. PODEWSKI (1993) Kurzzeitvariabilität des Phytoplankton-Chlorophylls in Beziehung zur Sedimentation in driftenden Wasserkörpern. Abschlußbericht zum Vorhaben Pe 378/1 der Deutschen Forschungsgemeinschaft, 90pp
- PENRY D.L. und B.W. FROST (1991) Chlorophyll *a* degradation by *Calanus pacificus*: Dependence of ingestion rate and digestive acclimation to food resources. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 147-159

- 
- PFANNKUCHE O. (1993) Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N, 20°W. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 135-149
- PFANNKUCHE O. und K. LOCHTE (1993) Open ocean pelago-benthic coupling: cyanobacteria as tracers of sedimenting salp faeces. *Deep-Sea Res.* **40**: 727-737
- PLATT T.D., V. SUBBARAO und B. IRVIN (1983) Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature* **301**: 702-704
- PODEWSKIS., G. SAURE, R.W. EPPLEY, W. KOEVE, R. PEINERT und B. ZEITZSCHEL (1993) The nose - a characteristic inversion within the salinity maximum water in the tropical North-East Atlantic. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 537-557
- POLLARD R.T. und S. PU (1985) Structure and circulation of the upper Atlantic Ocean northeast of the Azores. *Prog. Oceanogr.* **14**: 443-462
- PREZELIN B.B. und B.A. BOCZAR (1986) Molecular bases of cell absorption and fluorescence in phytoplankton: potential applications to studies in optical oceanography. In: *Progress in physiological research*, F.E. ROUND und D.J. CHAPMAN (eds.), Biopress Ltd., Bristol: 351-463
- PUTT M. und B.B. PREZELIN (1985) Observations of diel patterns of photosynthesis in cyanobacteria and nanoplankton in the Santa Barbara Channel during "El Niño". *J. Plankton Res.* **7**: 779-790
- RAYMONT J.E.G. (1980) *Plankton and productivity in the oceans*, Vol. 1, Phytoplankton. 2<sup>nd</sup> edn, Pergamon Press, Oxford, 489pp
- REPETA D.J. und R.B. GAGOSIAN (1981) Carotenoid transformation products in the upwelled water off the Peruvian coast: suspended particulate matter, sediment trap material, and Zooplankton fecal pellet analyses. *Adv. Organic Geochemistry*: 380-388
- REPETA D.J. und R.B. GAGOSIAN (1982) Carotenoid transformations in coastal marine waters. *Nature* **295**: 51-54
- REPETA D.J. und R.B. GAGOSIAN (1987) Carotenoid diagenesis in recent marine sediments. I. The Peru continental shelf (15°S / 75°W). *Cosmochim. Acta* **51**: 1001-1009
- RICKETTS T.R. (1970) The pigments of the Prasinophyceae and related organisms. *Phytochemistry* **9**: 1835-1842
- RILEY J.P. und T.R.S. WILSON (1967) The pigments of some marine phytoplankton species. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **47**: 351-362

- RINGELBERG J. (1980) Aspects of red pigmentation in zooplankton, especially copepods. In: Evolution and ecology of zooplankton communities. KERFOOT W.C. (ed.), University of New Hampshire Press, Hanover: 91-97
- ROBINSON A.R., D.J. MCGILLICUDDY, J. CALMAN, H.W. DUCKLOW, M.J.R. FASHAM, F.E. HOGE, W.G. LESLIE; J.J. MCCARTHY, S. PODEWSKI, D.L. PORTER, G. SAURE and J.A. YODER (1993) Mesoscale and upper ocean variabilities during the 1989 JGOFS bloom study. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 9-35
- ROWAN K.S. (1989) Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press, Cambridge, 315pp
- ROY S. (1986) Marine chloropigments chromatographic measurements in phytoplankton and transformation in algal cultures and a spring bloom event in a marine bay. Ph.D. thesis, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada, 172pp
- ROY S. and S.A. POULET (1990) Laboratory study of the chemical composition of aging copepod fecal material. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **135**: 3-18
- ROY S., R.P. HARRIS and S.A. POULET (1989) Inefficient feeding by *Calanus helgolandicus* and *Temora longicornis* on *Coscinodiscus wailesii*: quantitative estimation using chlorophyll-type pigments and effects on dissolved free amino acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**: 145-153
- SAJO Y., S. IIZUKA and O. ASAOKA (1969) Chlorophyll maxima in Kuroshio and adjacent area. *Marine Biology* **4**: 190-196
- SAMBROTTO R.N., J.H. MARTIN, W.W. BROENKOW, C. CARLSON and S.E. FITZWATER (1993) Nitrate utilization in surface waters of the Iceland Basin during spring and summer of 1989. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 441-457
- SCOR (1987) The Joint Global Ocean Flux Study - background, goals, organization and next steps. Scientific Committee on Oceanic Research, 42pp
- SHARP J.H., M.J. PERRY, E.H. RENGGER, and R.W. EPPLEY (1980) Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* **2**: 335-353
- SHUMAN F.R. and C.J. LORENZEN (1975) Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.* **20**: 580-586
- SIERACKI M.E., P.G. VERITY and D.K. STOECKER (1993) Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Res. II*, **40** (1/2): 213-225

- SILVER M.W. und A.L. ALLDREDGE (1981) Bathypelagic marine snow: deep-sea algal and detrital community. *J. Marine Res.* 39: 501-530
- SILVER M.W. und A.A. GOWING (1991) The particle flux: origins and biological components. *Prog. Oceanogr.* 26: 75-113
- SMALL L.F., G.A. KNAUER und M.D. TUEL (1987) The role of sinking pellets in stratified euphotic zones. *Deep-Sea Res.* 34: 1705-1712
- SMALL L.F., S.W. FOWLER, S.A. MOORE und J. LAROSA (1983) Dissolved and fecal pellet carbon and nitrogen release by zooplankton in tropical waters. *Deep-Sea Res.* 30: 1199-1220
- SMAYDA T.J. (1970) The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.* 8: 353-414
- SMETACEK V. (1975) Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Dissertation, Universität Kiel, 151pp
- SMETACEK V. (1980) Zooplankton standing stock, copepod fecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuarine and Coastal Marine Science* 11: 477-490
- SMETACEK V. (1985) Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology* 84: 239-251
- SMETACEK V. (1988) Plankton characteristics. In: *Ecosystems of the world*. H. POSTMA und J. ZIJLSTRA (ed.), Elsevier, Amsterdam, *Continental Shelves* 27: 93-130
- SMETACEK V. und F. POLLEHNE (1986) Nutrient cycling in pelagic systems: a reappraisal of the conceptual framework. *Ophelia* 26: 401-428
- SMETACEK V., R. SCHAREK und E. NOETHIG (1990) Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. In: *Antarctic ecosystems, change and conservation*. K.R. KERRY und G. HEMPEL (eds.), Springer, Berlin: 103-114
- SOOHOO J.B. und D.A. KIEFER (1982a) Vertical distribution of phaeopigments. I. A simple grazing and photooxidative scheme for small particles. *Deep-Sea Res.* 29: 1539-1551
- SOO HOO J.B. und D.A. KIEFER (1982b) Vertical distribution of phaeopigments - II. Rates of production and kinetics of photooxidation. *Deep-Sea Res.* 29: 1553-1563
- STAUBER J.L. und S.W. JEFFREY (1988) Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms. *J. Phycol.* 24: 158-172
- STEELE J.H. (1964) A study of production in the Gulf of Mexico. *J. Mar. Res.* 22: 211-222



- STEELE J.H. und C.S. YENTSCH (1960) The vertical distribution of chlorophyll. J. mar. biol. Ass. U.K. **39**: 217-226
- STIENEN C. und W. BECKMANN (1989) Partikelfluß im Nordatlantik bei 47° N / 20° W (JGOFS Station). In: Partikelfluß und Kohlenstoffkreislauf im Ozean. W.H. BERGER, G. WEFER (eds.), Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen, Nr.6: 20-25
- STIENEN C., W. BECKMANN und B. ZEITZSCHEL (1988) Patterns of a spring mass-sedimentation. EOS **69**: 1117
- STRICKLAND J.D.H. (1965) Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: Chemical Oceanography 1, RILEY J.P. und G. SKIRROW (eds.), Academic Press, London: 478-610
- STROM S.L. und N.A. WELSCHMEYER (1991) Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. **36**: 50-63
- SUZUKI N. und K. KATO (1953) Studies on suspended materials "marine snow" in the sea. Part I. Sources of "marine snow". Bull. Fac. Fish. Hokkaido University **4**: 132-135
- SVERDRUP (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Cons. Perm. Int. Exp. Mer **18**: 287-295
- TAKAHASHI M. und T. HORI (1984) Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. Marine Biology **79**: 177-186
- TAKAHASHI T., J. OLAFSSON und W.S. BROECKER (1985) Seasonal variability of the carbon nutrient chemistry in the ocean areas west and north of Iceland. Rit Fiskideildar **9**: 20-36
- TANGEN K. und T. BJORNLAND (1981) Observations on pigments and morphology of *Gyrodinium aureolum* Hulburt, a marine dinoflagellate containing 10'-hexanoyloxyfucoxanthin as the main carotenoid. J. Plankton Res. **3**: 389-401
- TAYLOR F.J.R. (1989) Basic biological features of phytoplankton cells. In: The physiological ecology of phytoplankton. I. MORRIS (ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 625pp
- TAYLOR G.T. (1989) Variability in the vertical flux of microorganisms and biogenic material in the epipelagic zone of the North Pacific central gyre station. Deep-Sea Res. **36**: 1287-1308

- THRONDSO J. (1978) Preservation and storage. In: Phytoplankton Manual. SOURNIA A. (ed.), Monogr. Oceanogr. Methodol. UNESCO 6: 69-74
- TOMAS R.N. und E.R. COX (1973 a) Observations on the symbiosis of *Peridinium balticum* and its intracellular alga. I. Ultrastructure. J. Phycol. 9: 304-323
- TOMAS R.N. und E.R. COX (1973 b) The symbiosis of *Peridinium balticum* (Dinophyceae) I. Ultrastructure and pigment analysis. J. Phycol. 9 (suppl.): 16
- TREIBS A. (1936) Chlorophyll- und Häminderivate in organischen Mineralstoffen. Angew. Chem. 49: 682-686
- TSELILOUDIS G., A.A. LACIS, D. RIND und W.B. ROSSOW (1993) Potential effects of cloud optical thickness on climate warming. Nature 366: 670-672
- TURPIN D.H. und P.J. HARRISON (1979) Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 39: 151-166
- UNESCO (1966) Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monogr. Oceanogr. Methodol. UNESCO 1, 66pp
- UTERMÖHL H. (1931) Über das umgekehrte Mikroskop. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 5: 567-569
- UTERMÖHL H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. Limnol. 9: 1-38
- VELDHUIS M.J.W. und G.W. KRAAY (1990) Vertical distribution and pigment composition of a picoplankton prochlorophyte in the subtropical North Atlantic: a combined study of HPLC-analysis of pigments and flow cytometry. Mar. Ecol. Prog. Ser. 68: 121-127
- VELDHUIS M.J.W., G.W. KRAAY und W.W.C. GIESKES (1993) Growth and fluorescence characteristics of ultraplankton on a north-south transect in the eastern North Atlantic. Deep-Sea Res. II, 40 (1/2): 609-626
- VENRICK E.L. (1982) Phytoplankton in an oligotrophic ocean: observations and questions. Ecol. Monogr. 52: 129-154
- VESK M. und S.W. JEFFREY (1977) Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in unicellular marine algae from six classes. J. Phycol. 13: 280-288
- VESK M. und S.W. JEFFREY (1987) Ultrastructure and Pigments of two strains of the picoplanktonic alga *Pelagococcus subviridis* (Chrysophyceae). J. Phycol. 23: 322-336

- VINOGRADOW M.E. (1968) Vertical distribution of the oceanic zooplankton. Akad. Nauk. USSR, Shirshov Institute for Oceanology (Israel Program for Scientific Translation): 1-339
- WEEKS A., M.H. CONTE, R.P. HARRIS, A. BEDO, I. BELLAN, P.H. BURKILL, E.S. EDWARDS, D.S. HARBOUR, H. KENNEDY, C. LLEWELLYN, R.F.C. MANTOURA, C.E. MORALES, A.J. POMROY und C.M. TURLEY (1993) The physical and chemical environment and changes in community structure associated with bloom evolution: the Joint Global Flux Study North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II, **40** (1/2): 347-386
- WELSCHMEYER N.A. und N. HOEPFFNER (1986) Rapid xanthophyll cycling: An in situ tracer for mixing in the upper ocean. Trans. American Geophysical Union **67**: 969
- WELSCHMEYER N.A. und C.J. LORENZEN (1985) Chlorophyll budgets: zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific Gyre. Limnol. Oceanogr. **30**: 1-21
- WERNER D., (ed.) (1977) The Diatoms. Botanical Monographs, University of California Press: 13
- WILLEBRAND J. (1978) Temporal and spatial scales of the wind field over the north Pacific and the north Atlantic. J. Phys. Oceanogr. **8**: 1081-1094
- WILLIAMS R. und H. CLAUSTRE (1991) Photosynthetic pigments as biomarkers of phytoplankton populations and processes involved in the transformation of particulate organic matter at the Biotrans site (47°N, 20°W). Deep-Sea Res. **38**: 347-355
- WITHERS N. und F.T. HAXO (1975) Chlorophyll *c1* and *c2* and extraplastidic carotenoids in the dinoflagellate *Peridinium foliaceum* Stein. Plant Science Letters **5**: 7-15
- WITHERS N.W., A. FIKSDAHL, R.C. TUTTLE und S. LIAAEN-JENSEN (1981) Carotenoids of the Chrysophyceae. Comp. Biochem. Physiol. **68 B**: 345-349
- WRIGHT R.T. und J.E. HOBIE (1966) Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. Ecology **47**: 447-464
- WRIGHT S.W. und S.W. JEFFREY (1987) Fucoxanthin pigment markers of marine phytoplankton analyzed by HPLC and HPTLC. Mar. Ecol. Prog. Ser. **38**: 259-266
- YENTSCH C.S. und R.R.L. GUILLARD (1969) The absorption of chlorophyll *b* in vivo. Photochem. Photobiol. **9**: 385-388
- ZEITZSCHEL B. (1986) The dynamics of organic production in the Rockall Channel area. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **88B**: 207-220

**ZEITZSCHEL B., P. DIEKMANN und L. UHLMANN (1978) A new sediment trap. Marine Biology 45: 285-288**

**ZEITZSCHEL B., J. LENZ, H. THIEL, R. BOJE, U. PASSOW, und A. STUHR (eds.) (1990) Expedition Plankton '89 - Benthos '89, Reise Nr. 10, 19. März - 31. August 1989. METEOR-Berichte, Universität Hamburg, 90-1, 216pp**

**7 ANHANG****TABELLE 15: ABKÜRZUNGEN**

19-But	19-Butanoyl-oxy-fucoxanthin
19-Hex	19-Hexanoyl-oxy-fucoxanthin
AB	Abend-Station
ALLO	Alloxanthin
CARO	Carotene
CHL. $\alpha$	Chlorophyll ( $\alpha = a, b, c$ )
CHLID(E)	Chlorophyllide
CHLORO	Chlorophyceae
CHRY	Chrysophyceae
CYANO	Cyanophyceae
DEX	Driftexperiment
DIAD	Diadinoxanthin
DIAT	Diatomeen
DINO	Dinophyceae
(UN)FIX	(Un)fixiert, ohne bzw. mit Formol versetzt
FUCO	Fucoxanthin
HPLC	High Performance Liquid Chromatography
LD	Langzeitdrifter
JGOFS	Joint Global Ocean Flux Study
LUT	Lutein
MI	Mittags-Station
MO	Morgen-Station
$N_{org}$	organischer Stickstoff
PERI	Peridinin
PHORB(S)	Phaeophorbide
PHYT(S)	Phaeophytine
POC	Partikulärer organischer Kohlenstoff
PON	Partikulärer organischer Stickstoff
POS	POSEIDON-Expedition
PPC	Phytoplankton-Kohlenstoff
PRAS	Prasinophyceae, Prasinoxanthin
PRYM	Prymnesiophyceae
TD	Tagesdrifter
ZEA	Zeaxanthin



**Tab. 18: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX II (ng l<sup>-1</sup>)**

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEa	$\alpha/\beta$ CARO
13.04.89	333	5	651	37	0	32	235	98	0	77	0	24	n.d
13.04.89	333	15	759	81	0	55	417	187	0	59	0	15	n.d
13.04.89	333	30	700	56	0	46	300	155	0	37	0	9	n.d
13.04.89	333	60	557	26	0	32	163	83	0	21	0	6	n.d
13.04.89	333	100	350	11	0	20	104	49	0	15	0	4	n.d
16.04.89	361	10	503	33	9	14	144	45	0	31	0	31	n.d
16.04.89	361	20	508	33	0	14	141	47	0	32	0	30	n.d
16.04.89	361	30	639	67	0	25	194	73	0	35	0	30	n.d
16.04.89	361	40	849	78	0	36	264	99	0	35	0	24	n.d
16.04.89	361	50	858	56	0	36	300	108	0	29	0	9	n.d
16.04.89	361	60	551	33	0	18	147	60	0	18	0	3	n.d
16.04.89	361	70	678	50	0	32	200	78	0	19	0	7	n.d
16.04.89	361	80	569	33	0	27	168	71	0	18	0	4	n.d
16.04.89	361	100	306	17	0	16	91	41	0	10	0	1	n.d
16.04.89	361	150	219	11	0	9	68	26	0	10	0	1	n.d
19.04.89	376	20	368	44	0	14	74	37	0	20	0	48	n.d
19.04.89	376	30	397	30	0	17	86	40	0	20	0	48	n.d
19.04.89	376	40	245	37	0	12	55	37	0	16	0	24	n.d
19.04.89	376	60	934	119	0	62	141	109	0	23	0	24	n.d
19.04.89	376	80	656	89	0	51	108	82	0	16	0	21	n.d
19.04.89	376	100	613	74	0	53	78	82	0	16	0	15	n.d
22.04.89	393	10	214	11	0	9	47	24	0	19	0	40	n.d
22.04.89	393	20	241	17	3	12	53	32	0	16	0	49	n.d
22.04.89	393	30	416	44	3	27	79	60	0	18	0	46	n.d
22.04.89	393	40	700	83	6	64	150	142	0	26	0	40	n.d
22.04.89	393	50	810	67	3	59	312	104	0	26	0	13	n.d
22.04.89	393	60	538	44	3	39	200	67	0	16	0	9	n.d
22.04.89	393	65	438	33	0	34	156	52	0	13	0	7	n.d
22.04.89	393	70	341	28	0	30	115	50	0	9	0	6	n.d
22.04.89	393	80	267	28	0	30	62	43	0	6	0	6	n.d
22.04.89	393	100	74	11	0	7	15	15	0	0	0	3	n.d
22.04.89	393	200	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n.d
22.04.89	393	300	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n.d

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL. cl+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
13.04.89	333	5	92	53	73	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
13.04.89	333	15	158	99	115	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
13.04.89	333	30	104	81	65	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
13.04.89	333	60	68	46	16	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
13.04.89	333	100	30	26	12	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	10	54	19	18	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	20	54	22	12	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	30	72	28	24	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	40	90	44	24	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	50	95	55	30	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	60	41	33	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	70	59	44	12	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	80	45	36	9	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
16.04.89	361	100	25	17	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.

Fortsetzung Tab. 18: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX II (ng l<sup>-1</sup>)

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL-cl+2	CHL-c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
16.04.89	361	150	16	14	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	20	30	18	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	30	33	18	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	40	21	22	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	60	75	44	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	80	56	39	10	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19.04.89	376	100	50	37	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	10	16	14	9	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	20	18	11	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	30	36	19	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	40	72	41	18	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	50	92	66	24	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	60	52	41	12	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	65	36	36	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	70	29	28	6	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	80	20	25	3	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	100	5	8	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	200	0	0	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22.04.89	393	300	0	0	0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.

Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAX	α/βCARO
08.05.89	437	5	1682	81	45	83	589	348	0	97	4	4	13
08.05.89	437	10	1885	71	27	83	930	324	0	106	4	4	17
08.05.89	437	20	2203	90	0	77	1294	177	0	106	8	9	17
08.05.89	437	25	2073	76	0	77	1337	130	0	92	4	4	21
08.05.89	437	35	1885	52	0	30	1170	77	0	66	4	4	17
08.05.89	437	45	609	21	0	6	327	18	0	31	0	0	4
08.05.89	437	60	486	15	0	0	262	12	0	26	0	0	4
08.05.89	437	70	449	15	0	0	225	9	0	22	0	0	4
08.05.89	437	80	449	15	0	0	236	15	0	22	0	0	4
08.05.89	437	100	370	13	0	0	211	12	0	20	0	0	2
08.05.89	437	150	72	2	0	0	36	6	0	7	0	0	1
09.05.89	438	5	1751	96	75	62	654	386	0	158	8	0	13
09.05.89	438	10	1619	61	56	68	695	383	0	144	13	13	14
09.05.89	438	20	1780	87	23	58	909	315	0	110	17	13	16
09.05.89	438	25	1928	87	23	66	1031	270	0	123	17	13	15
09.05.89	438	35	1922	66	0	37	1163	106	0	88	13	0	13
09.05.89	438	45	1595	44	0	28	945	71	0	75	8	0	10
09.05.89	438	60	594	22	0	6	334	17	0	28	2	0	4
09.05.89	438	70	507	17	0	6	294	15	0	24	2	0	4
09.05.89	438	80	399	11	0	5	225	11	0	22	2	0	3
09.05.89	438	100	217	7	0	0	120	5	0	14	0	0	2
09.05.89	438	150	78	9	0	0	35	4	0	6	0	0	0
10.05.89	445	5	1609	74	36	65	611	389	0	136	4	9	11
10.05.89	445	10	1624	74	41	65	611	389	0	132	8	13	12
10.05.89	445	15	1711	79	33	71	712	395	0	132	8	9	15
10.05.89	445	25	1856	105	8	55	989	224	0	101	13	9	16
10.05.89	445	40	1406	70	0	34	850	65	0	62	0	0	11



Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	$\alpha/\beta$ CARO
10.05.89	445	50	1131	52	0	22	647	55	0	54	0	0	11
10.05.89	445	65	486	17	0	8	276	16	0	26	0	0	3
10.05.89	445	80	370	13	0	0	204	10	0	20	0	0	3
10.05.89	445	100	152	9	0	0	80	6	0	8	0	0	0
10.05.89	445	150	34	4	0	0	26	0	0	5	0	0	0
10.05.89	445	200	29	2	0	0	19	0	0	4	0	0	0
11.05.89	448	5	1531	80	58	57	535	340	0	253	11	14	14
11.05.89	448	10	1655	90	75	89	592	392	0	99	10	10	20
11.05.89	448	20	1763	90	67	94	653	392	0	115	13	7	20
11.05.89	448	25	1804	98	50	89	762	315	0	95	23	10	20
11.05.89	448	30	1926	106	25	78	1007	270	0	99	20	10	24
11.05.89	448	35	2062	110	25	83	1109	254	0	103	20	14	24
11.05.89	448	45	1438	57	8	17	871	50	0	49	20	7	20
11.05.89	448	60	1085	39	8	17	626	39	0	41	13	3	16
11.05.89	448	80	543	24	3	9	308	20	0	22	5	3	8
11.05.89	448	90	271	17	0	6	150	11	0	12	3	2	4
11.05.89	448	100	269	17	0	6	147	11	0	12	2	0	4
11.05.89	448	150	258	16	0	6	136	11	0	12	0	0	4
11.05.89	448	200	136	9	0	0	68	6	0	4	0	0	4
12.05.89	453	5	1353	61	39	65	400	407	0	110	13	9	10
12.05.89	453	10	1377	61	47	77	429	431	0	110	13	13	10
12.05.89	453	20	1319	66	32	65	436	413	0	101	8	13	11
12.05.89	453	25	1363	79	20	65	589	348	0	88	8	9	11
12.05.89	453	30	1609	109	10	58	938	189	0	106	0	4	11
12.05.89	453	45	1740	83	0	40	1170	88	0	79	0	4	11
12.05.89	453	50	906	39	0	23	531	44	0	59	0	0	8
12.05.89	453	55	544	26	0	14	316	18	0	24	0	0	5
12.05.89	453	70	254	17	0	5	138	10	0	20	0	0	1
12.05.89	453	80	152	13	0	0	84	6	0	11	0	0	0
12.05.89	453	100	138	13	0	0	69	5	0	10	0	0	0
13.05.89	460	5	1305	52	63	50	342	448	0	114	13	0	8
13.05.89	460	10	1174	61	42	44	305	389	0	79	4	9	7
13.05.89	460	15	1218	52	40	47	320	401	0	114	8	13	7
13.05.89	460	25	1145	70	26	53	596	242	0	75	4	4	13
13.05.89	460	35	1508	66	0	44	909	136	0	75	0	0	11
13.05.89	460	45	1522	66	0	42	1003	100	0	88	0	0	17
13.05.89	460	60	384	20	0	6	218	16	0	24	0	0	4
13.05.89	460	80	138	11	0	4	80	9	0	9	0	0	0
13.05.89	460	100	72	9	0	1	44	4	0	6	0	0	0
13.05.89	460	150	48	4	0	1	17	2	0	3	0	0	0
13.05.89	460	300	24	2	0	0	8	3	0	2	0	0	0
14.05.89	465	5	1235	52	33	71	209	594	0	95	13	26	10
14.05.89	465	10	1287	47	65	71	227	602	0	100	13	13	10
14.05.89	465	20	1270	68	87	71	227	594	0	95	13	13	15
14.05.89	465	25	1096	73	33	57	236	446	0	63	8	9	15
14.05.89	465	30	974	94	11	57	471	177	0	37	8	9	10
14.05.89	465	35	1079	77	7	62	663	118	0	49	17	15	17
14.05.89	465	40	887	47	0	50	593	57	0	42	10	11	20
14.05.89	465	60	470	29	0	28	297	28	0	21	6	7	10
14.05.89	465	80	348	21	0	14	201	21	0	16	2	4	5
14.05.89	465	100	197	15	0	9	116	14	0	7	1	1	7

Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	α/βCARO
14.05.89	465	150	157	11	0	0	87	7	0	11	0	0	0
15.05.89	470	10	939	58	54	43	174	418	0	74	8	13	10
15.05.89	470	20	992	52	43	43	192	439	0	74	8	9	10
15.05.89	470	25	939	52	33	50	192	410	0	69	8	9	10
15.05.89	470	45	522	39	0	28	323	42	0	21	13	13	10
15.05.89	470	55	383	37	0	21	209	57	0	16	4	4	5
15.05.89	470	65	278	24	0	14	174	14	0	11	0	0	5
15.05.89	470	80	157	13	0	7	87	14	0	11	0	0	0
15.05.89	470	100	52	8	0	0	26	0	0	0	0	0	0
15.05.89	470	150	87	10	0	0	61	7	0	5	0	0	0
16.05.89	475	5	1145	61	45	37	204	519	0	75	4	4	5
16.05.89	475	10	1189	61	45	42	204	519	0	79	4	9	8
16.05.89	475	15	1160	66	43	47	218	501	0	70	4	4	7
16.05.89	475	25	812	87	14	30	305	177	0	38	4	4	6
16.05.89	475	30	754	74	13	30	342	130	0	38	8	4	11
16.05.89	475	40	623	48	0	20	269	94	0	25	0	0	3
16.05.89	475	45	203	17	0	6	116	22	0	16	0	0	0
16.05.89	475	60	72	9	0	4	39	9	0	8	0	0	0
16.05.89	475	80	58	9	0	0	33	6	0	4	0	0	0
16.05.89	475	100	36	7	0	0	18	3	0	2	0	0	0
16.05.89	475	200	29	2	0	0	12	3	0	2	0	0	0
17.05.89	480	5	1116	57	59	27	131	478	0	53	4	4	8
17.05.89	480	10	1087	57	55	30	131	484	0	57	4	4	8
17.05.89	480	20	1276	66	64	42	182	607	0	53	0	0	8
17.05.89	480	25	1160	70	54	36	189	490	0	44	0	0	8
17.05.89	480	30	986	79	21	30	283	336	0	40	0	0	8
17.05.89	480	40	928	57	14	27	407	177	0	35	0	0	4
17.05.89	480	50	529	28	0	21	345	59	0	22	0	0	7
17.05.89	480	65	312	17	0	11	200	28	0	22	0	0	3
17.05.89	480	80	125	11	0	4	80	9	0	10	0	0	1
17.05.89	480	90	123	9	0	0	73	6	0	7	0	0	0
17.05.89	480	100	109	7	0	0	58	8	0	4	0	0	0
18.05.89	485	5	1235	79	87	57	140	651	0	111	0	0	10
18.05.89	485	10	1131	105	108	50	148	517	0	79	0	0	10
18.05.89	485	15	1166	79	108	43	174	460	0	74	0	0	10
18.05.89	485	20	1087	83	36	24	167	401	0	35	0	0	4
18.05.89	485	25	899	105	18	18	167	259	0	26	0	0	4
18.05.89	485	30	855	74	9	24	298	218	0	26	0	0	0
18.05.89	485	45	957	57	0	24	552	83	0	35	0	0	8
18.05.89	485	60	754	37	0	24	465	59	0	31	0	0	4
18.05.89	485	80	362	22	0	12	189	24	0	13	0	0	0
18.05.89	485	100	420	17	0	12	247	24	0	18	0	0	0
18.05.89	485	150	72	4	0	6	36	6	0	4	0	0	0
19.05.89	490	5	1551	57	82	47	94	914	0	128	0	0	15
19.05.89	490	10	1479	66	69	44	116	796	0	84	0	0	8
19.05.89	490	15	1218	74	77	41	133	625	0	53	0	0	8
19.05.89	490	25	1116	83	72	33	196	407	0	35	0	0	6
19.05.89	490	35	899	74	12	21	283	254	0	33	0	0	11
19.05.89	490	45	797	48	0	19	320	201	0	29	0	0	10
19.05.89	490	50	652	26	0	20	429	59	0	31	0	0	10
19.05.89	490	60	448	20	0	9	305	38	0	26	0	0	5

Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAX	$\alpha/\beta$ CARO
19.05.89	490	80	167	9	0	6	127	18	0	15	0	0	2
19.05.89	490	100	80	7	0	5	58	12	0	13	0	0	1
19.05.89	490	150	65	4	0	0	44	6	0	7	0	0	0
20.05.89	495	5	1914	74	108	59	87	1115	0	180	17	0	13
20.05.89	495	10	1667	83	90	53	102	902	0	106	0	13	13
20.05.89	495	15	1305	92	90	53	116	672	0	57	0	13	8
20.05.89	495	25	812	92	36	30	153	301	0	26	0	9	4
20.05.89	495	35	681	66	9	24	225	195	0	22	0	0	4
20.05.89	495	45	667	61	9	30	240	171	0	22	0	0	4
20.05.89	495	60	319	22	0	12	153	35	0	9	0	0	0
20.05.89	495	80	130	11	0	6	65	12	0	4	0	0	0
20.05.89	495	100	145	11	0	6	73	12	0	4	0	0	0
20.05.89	495	150	43	4	0	0	15	0	0	4	0	0	0
20.05.89	495	200	72	4	0	0	36	0	0	0	0	0	0

DA-TUM	STATION	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
08.05.89	437	5	364	160	36	0	84	28	46	27	2	18	18
08.05.89	437	10	440	203	46	0	176	44	57	38	4	37	37
08.05.89	437	20	622	332	70	0	321	77	107	92	11	92	55
08.05.89	437	25	546	328	50	0	268	77	115	99	8	92	73
08.05.89	437	35	384	233	38	0	191	63	92	61	4	55	55
08.05.89	437	45	95	69	9	0	67	33	57	49	2	18	37
08.05.89	437	60	71	52	6	0	50	32	42	42	2	18	28
08.05.89	437	70	65	47	5	0	38	33	38	42	2	18	28
08.05.89	437	80	65	50	5	0	36	33	38	46	2	18	28
08.05.89	437	100	55	41	4	0	36	28	38	38	2	18	28
08.05.89	437	150	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
09.05.89	438	5	372	186	103	0	147	35	63	42	12	84	17
09.05.89	438	10	363	202	74	0	161	42	77	42	6	50	17
09.05.89	438	20	425	238	95	0	232	56	77	77	8	67	17
09.05.89	438	25	499	277	61	0	260	77	70	91	8	67	34
09.05.89	438	35	457	293	46	0	274	84	105	112	8	67	34
09.05.89	438	45	313	261	26	0	211	77	105	112	6	67	50
09.05.89	438	60	95	79	14	0	77	35	60	67	3	34	34
09.05.89	438	70	81	69	9	0	63	32	49	70	2	34	25
09.05.89	438	80	51	49	4	0	46	28	42	56	2	17	25
09.05.89	438	100	26	26	3	0	32	21	32	46	1	17	17
09.05.89	438	150	11	10	2	0	25	14	18	28	6	50	8
10.05.89	445	5	345	214	50	0	133	42	63	56	4	50	17
10.05.89	445	10	360	214	51	0	140	42	56	63	4	50	17
10.05.89	445	15	376	230	55	0	154	49	70	63	6	50	17
10.05.89	445	25	440	257	46	0	225	77	84	84	10	84	50
10.05.89	445	40	281	238	17	0	168	63	84	77	6	50	34
10.05.89	445	50	194	158	11	0	119	49	56	63	6	34	34
10.05.89	445	65	77	63	7	0	60	32	46	63	3	25	25
10.05.89	445	80	53	44	4	0	39	21	35	42	2	17	17
10.05.89	445	100	19	18	1	0	21	18	18	32	1	8	8
10.05.89	445	150	6	4	1	0	14	7	11	14	0	0	0
10.05.89	445	200	4	2	1	0	11	7	11	14	0	0	0
11.05.89	448	5	253	200	73	0	126	47	88	65	12	102	65

Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL c1+2	CHL c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
11.05.89	448	10	296	222	66	0	171	26	97	65	11	79	54
11.05.89	448	20	315	222	74	0	184	26	99	72	9	79	63
11.05.89	448	25	333	222	60	0	223	33	112	81	13	87	87
11.05.89	448	30	408	259	110	0	296	33	130	95	15	142	116
11.05.89	448	35	445	259	71	0	328	46	148	111	16	110	134
11.05.89	448	45	259	185	59	0	263	39	144	117	9	110	126
11.05.89	448	60	185	130	48	0	204	30	109	94	6	79	87
11.05.89	448	80	99	62	23	0	107	21	70	74	5	52	60
11.05.89	448	90	56	28	11	0	59	16	50	64	4	39	47
11.05.89	448	100	56	27	11	0	59	16	50	64	4	39	47
11.05.89	448	150	56	26	9	0	56	13	49	63	4	39	47
11.05.89	448	200	28	13	4	0	30	7	27	43	3	31	24
12.05.89	453	5	265	190	27	0	77	28	49	42	4	34	17
12.05.89	453	10	277	194	28	0	77	35	49	42	4	34	17
12.05.89	453	20	261	206	30	0	77	35	49	49	4	34	17
12.05.89	453	25	281	210	25	0	91	49	70	77	6	34	34
12.05.89	453	30	380	269	25	0	154	91	133	126	12	101	101
12.05.89	453	45	352	317	25	0	168	112	183	161	14	118	151
12.05.89	453	50	166	168	10	0	95	56	98	81	6	59	76
12.05.89	453	55	93	99	7	0	60	35	67	42	3	25	42
12.05.89	453	70	38	36	2	0	42	25	42	35	2	17	25
12.05.89	453	80	22	20	2	0	28	18	28	25	1	8	17
12.05.89	453	100	18	20	2	0	32	21	28	35	1	8	17
13.05.89	460	5	257	190	43	0	63	28	49	42	4	34	17
13.05.89	460	10	230	194	26	0	63	28	49	42	4	34	17
13.05.89	460	15	234	158	31	0	63	28	42	35	4	34	17
13.05.89	460	25	246	162	14	0	91	49	70	56	8	50	67
13.05.89	460	35	333	246	16	0	168	84	161	98	12	101	151
13.05.89	460	45	337	265	16	0	204	105	218	147	18	135	202
13.05.89	460	60	59	49	4	0	53	28	67	49	4	34	42
13.05.89	460	80	16	18	2	0	25	18	32	28	2	17	17
13.05.89	460	100	10	10	1	0	18	14	25	18	1	8	17
13.05.89	460	150	6	6	1	0	7	7	14	14	1	8	8
13.05.89	460	300	1	4	0	0	7	7	7	7	0	0	0
14.05.89	465	5	247	238	51	17	51	25	50	58	5	40	40
14.05.89	465	10	252	233	59	17	59	17	47	57	5	40	40
14.05.89	465	20	242	238	54	25	59	17	50	60	5	40	40
14.05.89	465	25	195	190	31	17	67	17	48	54	7	61	61
14.05.89	465	30	176	171	21	25	76	34	78	74	9	81	81
14.05.89	465	35	206	174	22	39	84	56	135	135	12	108	135
14.05.89	465	40	162	188	30	29	72	34	131	110	11	81	121
14.05.89	465	60	81	90	24	21	59	29	75	81	6	50	71
14.05.89	465	80	52	57	10	17	46	25	59	61	5	50	50
14.05.89	465	100	29	24	4	11	25	17	44	47	4	34	40
14.05.89	465	150	24	21	5	11	29	13	32	40	2	20	20
15.05.89	470	10	190	190	49	17	42	17	42	48	5	40	40
15.05.89	470	20	190	190	40	17	42	17	40	47	5	40	40
15.05.89	470	25	181	190	40	17	51	17	43	52	5	40	40
15.05.89	470	45	86	95	10	25	67	34	83	80	9	81	81
15.05.89	470	55	71	78	16	13	25	17	25	45	5	40	30

Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DA- TUM	STA- TION	TIEFE	CHL- cl+2	CHL- c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
15.05.89	470	65	48	62	13	17	42	34	49	58	5	40	40
15.05.89	470	80	29	29	7	13	25	13	35	42	4	30	30
15.05.89	470	100	10	19	3	8	21	8	14	29	2	20	20
15.05.89	470	150	19	8	1	8	13	8	21	24	2	20	20
16.05.89	475	5	218	178	30	0	42	21	42	21	4	34	17
16.05.89	475	10	222	190	27	0	42	21	42	35	4	34	17
16.05.89	475	15	210	190	22	0	35	21	42	35	4	34	17
16.05.89	475	25	127	103	10	0	35	28	42	42	4	17	34
16.05.89	475	30	123	115	7	0	28	28	35	49	4	34	34
16.05.89	475	40	99	71	11	0	28	28	28	35	4	34	34
16.05.89	475	45	32	28	4	0	21	21	28	28	4	34	34
16.05.89	475	60	15	10	1	0	18	11	21	21	2	17	17
16.05.89	475	80	7	10	1	0	18	11	18	18	2	17	17
16.05.89	475	100	3	6	1	0	7	11	14	14	1	8	17
16.05.89	475	200	4	4	1	0	7	7	11	11	1	0	0
17.05.89	480	5	190	154	28	0	28	21	42	28	6	34	0
17.05.89	480	10	210	158	35	0	35	21	49	35	4	34	17
17.05.89	480	20	242	206	35	0	35	21	42	35	4	50	34
17.05.89	480	25	206	182	26	0	35	21	35	35	4	34	34
17.05.89	480	30	166	150	20	0	42	28	63	28	4	50	17
17.05.89	480	40	158	147	16	0	77	49	91	49	6	50	67
17.05.89	480	50	89	87	17	0	42	28	74	18	6	50	67
17.05.89	480	65	44	46	7	0	28	25	42	28	3	25	42
17.05.89	480	80	20	20	3	0	18	14	28	25	2	17	17
17.05.89	480	90	9	16	2	0	18	14	25	18	2	17	17
17.05.89	480	100	8	14	2	0	14	11	21	14	0	8	8
18.05.89	485	5	238	238	67	17	25	17	42	67	0	0	0
18.05.89	485	10	214	223	45	17	34	17	59	67	0	20	20
18.05.89	485	15	200	223	48	17	34	17	59	59	0	20	20
18.05.89	485	20	190	170	28	7	35	21	28	42	0	0	0
18.05.89	485	25	158	135	25	7	28	14	28	42	4	34	0
18.05.89	485	30	150	143	66	21	42	42	56	70	6	34	34
18.05.89	485	45	154	147	37	28	70	56	126	140	16	101	118
18.05.89	485	60	119	123	11	25	70	35	109	116	13	101	101
18.05.89	485	80	51	51	8	14	32	32	63	70	6	34	50
18.05.89	485	100	59	55	8	14	39	32	74	81	6	50	59
18.05.89	485	150	12	10	1	4	14	7	21	32	1	8	17
19.05.89	490	5	277	214	66	0	35	21	35	21	4	34	17
19.05.89	490	10	261	214	52	0	28	14	35	28	4	34	17
19.05.89	490	15	242	158	72	0	28	21	42	28	4	34	17
19.05.89	490	25	194	170	26	0	28	28	49	21	2	17	17
19.05.89	490	35	135	131	31	0	42	35	56	21	2	17	17
19.05.89	490	45	127	131	22	0	49	35	70	35	4	34	34
19.05.89	490	50	91	111	10	0	49	42	105	35	10	67	84
19.05.89	490	60	75	79	6	0	35	35	81	39	6	34	59
19.05.89	490	80	26	32	4	0	21	21	49	25	3	17	25
19.05.89	490	100	12	12	2	0	18	14	28	18	2	17	17
19.05.89	490	150	8	8	1	0	14	11	25	18	1	8	17
20.05.89	495	5	345	313	78	7	42	14	35	63	2	17	17
20.05.89	495	10	293	297	56	7	42	14	35	63	2	17	17

Fortsetzung Tab. 19: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX III (ng l<sup>-1</sup>)

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
20.05.89	495	15	242	226	52	7	42	14	35	56	2	17	17
20.05.89	495	25	139	139	19	14	28	28	35	49	2	17	17
20.05.89	495	35	107	127	19	21	42	21	49	56	2	17	17
20.05.89	495	45	95	119	15	14	42	14	49	56	2	17	17
20.05.89	495	60	44	51	6	7	14	7	35	35	2	17	17
20.05.89	495	80	16	20	3	4	7	4	21	25	1	8	8
20.05.89	495	100	16	20	4	4	7	4	21	25	1	8	8
20.05.89	495	150	4	4	1	4	14	4	14	21	1	8	8
20.05.89	495	200	8	8	1	4	11	11	18	14	1	8	8

Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZE	α/βCARO
29.05.89	564 MO	5	1261	118	9	83	240	212	30	53	38	9	17
29.05.89	564 MO	10	1406	131	9	77	305	254	37	62	38	9	17
29.05.89	564 MO	20	1537	175	9	95	349	283	43	48	34	4	17
29.05.89	564 MO	30	1363	183	9	77	298	283	43	44	21	4	17
29.05.89	564 MO	35	1218	179	0	59	283	218	30	40	17	4	17
29.05.89	564 MO	40	1247	170	0	59	313	242	30	40	17	0	17
29.05.89	564 MO	50	696	96	0	24	247	71	18	22	4	0	8
29.05.89	564 MO	60	551	70	0	18	204	59	15	18	4	0	8
29.05.89	564 MO	80	449	57	0	12	160	41	15	13	4	0	4
29.05.89	564 MO	100	377	41	0	12	124	47	9	9	4	0	4
29.05.89	564 MO	150	464	55	0	12	153	53	12	13	4	0	4
29.05.89	564 MO	300	29	0	0	0	15	6	0	4	0	0	0
29.05.89	564 MI	5	1073	105	0	42	182	142	25	84	46	9	21
29.05.89	564 MI	10	1087	100	9	53	247	159	46	106	54	9	21
29.05.89	564 MI	15	1015	109	0	36	283	130	30	53	13	4	13
29.05.89	564 MI	20	1102	118	9	47	385	142	29	57	17	4	17
29.05.89	564 MI	25	1015	109	9	30	385	100	29	40	13	0	17
29.05.89	564 MI	35	594	48	0	12	262	29	10	22	0	0	8
29.05.89	564 AB	5	986	114	9	47	225	165	32	79	42	4	17
29.05.89	564 AB	10	1131	127	9	53	254	189	40	79	46	4	21
29.05.89	564 AB	15	1218	153	9	77	313	230	42	66	34	4	21
29.05.89	564 AB	30	1058	135	0	42	342	153	37	40	17	0	17
29.05.89	564 AB	40	899	100	9	24	349	94	24	31	8	0	17
29.05.89	564 AB	50	522	52	0	12	240	41	6	18	4	0	8
30.05.89	569 MO	5	1116	100	9	47	254	189	30	88	42	9	25
30.05.89	569 MO	10	1131	118	9	53	283	201	30	66	25	9	21
30.05.89	569 MO	15	1029	127	9	36	334	147	30	40	13	9	17
30.05.89	569 MO	20	522	57	0	12	196	35	12	13	4	4	8
30.05.89	569 MO	25	362	26	0	6	160	18	6	13	4	4	8
30.05.89	569 MO	30	507	44	0	12	204	41	6	18	4	4	8
30.05.89	569 MO	40	420	31	0	6	204	18	6	13	0	0	4
30.05.89	569 MO	55	188	9	0	0	94	6	0	4	0	0	4
30.05.89	569 MO	90	116	9	0	0	58	6	0	4	0	0	4
30.05.89	569 MO	95	101	9	0	0	44	6	0	4	0	0	0
30.05.89	569 MO	100	101	11	0	0	44	0	0	44	0	0	0
30.05.89	569 MI	5	870	87	9	36	189	136	23	92	34	13	17
30.05.89	569 MI	10	1232	100	18	59	247	177	28	123	80	13	21

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZE	$\alpha/\beta$ CARO
30.05.89	569 MI	20	1174	135	9	65	371	189	43	70	21	13	13
30.05.89	569 MI	25	754	96	0	24	283	83	24	31	8	4	8
30.05.89	569 MI	45	464	26	0	6	218	24	0	18	0	4	4
30.05.89	569 AB	5	1044	100	9	53	211	230	49	171	80	18	21
30.05.89	569 AB	10	1783	153	0	107	305	301	61	141	184	13	25
30.05.89	569 AB	15	1580	170	18	131	313	389	73	132	75	9	25
30.05.89	569 AB	25	1566	218	0	119	342	383	79	75	21	9	21
30.05.89	569 AB	45	232	17	0	6	102	12	0	9	0	0	0
31.05.89	574 MO	5	1392	109	9	77	283	271	37	97	92	9	30
31.05.89	574 MO	10	1653	131	9	113	363	342	37	110	92	9	34
31.05.89	574 MO	15	1696	148	9	125	407	419	43	84	54	9	25
31.05.89	574 MO	20	1856	179	0	142	458	525	49	79	46	9	25
31.05.89	574 MO	30	1798	175	0	113	480	413	49	84	21	9	21
31.05.89	574 MO	35	1841	179	0	101	494	419	49	92	17	9	21
31.05.89	574 MO	40	1580	183	0	53	487	318	43	57	13	9	17
31.05.89	574 MO	50	1160	140	0	24	393	201	30	44	17	4	13
31.05.89	574 MO	70	565	72	0	12	189	83	12	22	4	0	8
31.05.89	574 MO	100	304	33	0	6	102	18	6	9	0	0	4
31.05.89	574 MO	150	290	28	0	6	102	24	3	9	0	0	4
31.05.89	574 MI	10	1363	131	9	89	276	265	49	123	84	9	25
31.05.89	574 MI	15	1624	166	9	131	363	366	61	110	50	9	25
31.05.89	574 MI	20	1566	175	9	131	407	348	61	97	46	9	25
31.05.89	574 MI	25	1624	179	9	125	393	360	55	92	42	4	21
31.05.89	574 MI	40	1305	157	9	42	458	171	38	44	13	0	21
31.05.89	574 AB	10	2001	188	18	166	487	478	73	110	75	9	34
31.05.89	574 AB	20	1885	223	0	136	494	478	73	88	38	9	30
31.05.89	574 AB	30	1160	162	0	47	422	159	46	40	17	4	17
31.05.89	574 AB	40	1116	157	0	53	371	159	37	40	17	0	17
31.05.89	574 AB	50	435	17	0	0	218	18	0	22	0	0	4
01.06.89	581	5	1479	114	9	107	320	307	55	106	109	4	34
01.06.89	581	10	1566	124	9	89	320	289	67	97	80	4	25
01.06.89	581	15	1508	119	9	83	327	271	55	88	67	4	17
01.06.89	581	20	1435	133	18	83	393	259	43	84	42	4	17
01.06.89	581	25	1435	148	9	53	509	183	43	66	21	0	13
01.06.89	581	35	1348	148	0	53	538	136	30	70	17	0	8
01.06.89	581	40	1131	76	0	18	502	59	24	48	8	0	8
01.06.89	581	45	928	62	0	24	458	59	18	44	8	0	8
01.06.89	581	50	884	48	0	6	458	24	0	26	0	0	8
01.06.89	581	75	652	29	0	0	363	24	0	26	0	0	6
01.06.89	581	100	507	21	0	0	254	18	0	20	0	0	6
02.06.89	586	5	1276	96	20	77	320	283	46	101	54	13	15
02.06.89	586	10	1305	100	22	89	356	271	36	84	46	9	18
02.06.89	586	15	1218	122	15	49	472	189	43	75	25	9	9
02.06.89	586	25	1073	92	0	22	487	94	26	48	12	4	11
02.06.89	586	30	913	74	0	17	429	71	20	31	10	4	8
02.06.89	586	40	870	61	0	12	429	53	18	35	7	0	10
02.06.89	586	50	580	22	0	4	327	18	0	26	0	0	5
02.06.89	586	60	478	17	0	0	280	18	0	26	0	0	4
02.06.89	586	80	283	13	0	0	156	13	0	15	0	0	4
02.06.89	586	100	188	9	0	0	91	15	0	11	0	0	0
02.06.89	586	300	36	2	0	0	18	0	0	0	0	0	0

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	$\alpha\beta$ CARO
03.06.89	591	5	1595	129	9	101	320	389	49	92	59	9	17
03.06.89	591	10	1537	119	9	101	305	389	49	106	67	9	17
03.06.89	591	20	1537	119	9	89	393	318	55	84	59	4	17
03.06.89	591	25	1377	117	9	28	609	108	28	47	16	4	23
03.06.89	591	30	1348	90	9	24	640	88	24	44	13	0	21
03.06.89	591	35	1305	95	0	24	640	106	24	35	8	0	17
03.06.89	591	50	826	40	0	6	349	24	0	26	0	0	8
03.06.89	591	60	870	31	0	0	414	29	0	31	0	0	8
03.06.89	591	80	703	24	0	9	389	35	0	26	0	0	8
03.06.89	591	100	210	9	0	0	124	12	0	11	0	0	4
03.06.89	591	150	87	3	0	0	47	7	0	5	0	0	3
04.06.89	596	5	1450	114	14	95	305	395	55	123	59	9	16
04.06.89	596	10	1348	118	18	83	305	348	67	114	67	9	17
04.06.89	596	20	1319	140	15	65	320	313	43	84	54	9	19
04.06.89	596	25	1044	135	12	26	371	153	38	48	21	9	12
04.06.89	596	30	1000	118	18	37	458	147	49	62	29	4	12
04.06.89	596	35	1058	118	8	32	436	147	43	53	25	0	13
04.06.89	596	40	1000	114	7	30	443	124	46	48	21	0	13
04.06.89	596	45	942	96	0	24	443	118	37	44	21	0	11
04.06.89	596	60	710	50	0	20	378	62	27	33	8	0	9
04.06.89	596	80	442	28	0	9	229	35	15	24	4	0	8
04.06.89	596	100	377	20	0	6	182	29	9	21	0	0	4
05.06.89	601 MO	5	1450	135	9	65	247	389	43	132	54	0	25
05.06.89	601 MO	10	1464	153	18	113	283	395	61	128	75	18	25
05.06.89	601 MO	15	1450	170	18	107	298	389	73	101	71	18	25
05.06.89	601 MO	20	1131	162	9	53	298	218	61	62	34	13	21
05.06.89	601 MO	25	1087	170	9	47	334	165	55	44	38	9	17
05.06.89	601 MO	30	1131	162	9	47	342	171	49	48	34	9	21
05.06.89	601 MO	40	754	66	0	18	334	71	30	26	13	4	8
05.06.89	601 MO	45	667	57	0	18	298	53	24	26	8	4	8
05.06.89	601 MO	55	522	39	0	12	240	41	18	22	8	0	13
05.06.89	601 MO	75	362	24	0	6	174	24	6	18	4	0	4
05.06.89	601 MO	100	348	17	0	6	174	24	6	13	0	0	4
05.06.89	601 MI	5	1102	118	27	77	189	289	37	114	54	9	17
05.06.89	601 MI	10	1160	114	18	77	196	301	43	128	59	9	17
05.06.89	601 MI	15	1276	179	18	89	283	330	67	79	50	9	17
05.06.89	601 MI	20	1087	192	18	53	283	242	61	62	34	4	17
05.06.89	601 MI	40	594	61	0	12	254	53	12	18	4	0	4
05.06.89	601 AB	10	1160	205	9	59	291	230	73	62	29	9	17
05.06.89	601 AB	15	1145	201	18	65	291	248	73	62	34	9	21
05.06.89	601 AB	30	855	92	0	18	356	77	18	22	21	4	13
05.06.89	601 AB	40	739	74	0	18	313	59	18	22	13	0	8
05.06.89	601 AB	50	725	74	0	24	327	59	18	31	17	0	8
06.06.89	606	5	1015	90	18	59	204	230	55	97	42	9	13
06.06.89	606	10	988	119	18	55	186	212	47	88	37	88	13
06.06.89	606	20	899	86	9	18	378	59	24	35	8	9	8
06.06.89	606	25	913	67	9	18	393	47	12	35	13	9	8
06.06.89	606	30	834	60	9	18	358	47	12	27	8	0	8
06.06.89	606	40	536	26	0	6	254	24	6	18	4	0	4
06.06.89	606	50	484	22	0	6	247	24	6	18	4	0	4
06.06.89	606	65	355	15	0	0	193	15	0	15	0	0	4



Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DATUM	STATION	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUCO	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	α/βCARO
06.06.89	606	100	232	6	0	0	121	15	0	14	0	0	4
06.06.89	606	200	57	0	0	0	40	6	0	5	0	0	0
06.06.89	606	300	36	0	0	0	21	4	0	3	0	0	0
07.06.89	611 MO	5	812	131	18	42	182	153	73	84	29	22	13
07.06.89	611 MO	10	783	122	18	42	174	153	61	75	29	22	8
07.06.89	611 MO	20	826	148	18	42	218	159	73	62	21	18	8
07.06.89	611 MO	25	928	183	9	42	313	136	67	44	8	9	8
07.06.89	611 MO	30	1087	227	9	42	400	136	61	44	17	9	8
07.06.89	611 MO	35	1058	223	9	42	393	136	61	44	17	4	8
07.06.89	611 MO	40	667	48	0	12	356	41	24	26	17	0	8
07.06.89	611 MO	50	377	22	0	6	218	18	12	18	4	0	4
07.06.89	611 MO	80	290	13	0	6	145	18	9	13	4	0	4
07.06.89	611 MO	100	261	13	0	6	124	18	6	9	4	0	4
07.06.89	611 MO	150	116	7	0	0	58	6	3	4	0	0	0
07.06.89	611 MI	5	739	122	18	36	145	142	37	88	17	13	13
07.06.89	611 MI	10	754	135	18	42	174	159	43	92	21	13	13
07.06.89	611 MI	15	957	179	9	47	283	159	55	62	8	9	8
07.06.89	611 MI	25	1174	205	9	42	487	124	43	48	13	4	13
07.06.89	611 MI	40	1131	192	9	30	458	118	43	44	13	4	8
07.06.89	611 AB	10	739	135	18	30	124	159	37	62	17	9	8
07.06.89	611 AB	15	725	127	18	30	138	165	43	75	25	9	13
07.06.89	611 AB	25	1203	153	9	24	589	100	24	40	13	4	13
07.06.89	611 AB	40	899	57	0	6	393	29	6	22	21	0	8
07.06.89	611 AB	50	971	70	0	12	422	35	6	31	21	0	8
08.06.89	616	5	913	118	36	53	182	218	67	88	25	9	13
08.06.89	616	10	870	118	18	42	160	195	43	66	17	9	8
08.06.89	616	15	986	122	36	47	189	230	49	88	29	9	8
08.06.89	616	25	899	135	27	59	233	206	55	70	21	4	8
08.06.89	616	30	1000	175	18	42	305	165	43	57	13	0	8
08.06.89	616	35	957	179	18	42	327	159	55	57	8	0	4
08.06.89	616	45	971	87	18	24	422	65	18	48	29	0	13
08.06.89	616	60	399	26	18	12	207	32	12	35	6	0	6
08.06.89	616	70	370	22	9	9	185	21	9	26	6	0	4
08.06.89	616	90	275	13	9	6	156	15	3	26	4	0	4
08.06.89	616	100	261	13	5	3	127	15	0	13	0	0	2

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
29.05.89	564 MO	5	178	107	12	0	35	14	14	14	0	0	0
29.05.89	564 MO	10	210	135	12	7	42	14	14	35	0	0	0
29.05.89	564 MO	20	226	162	9	7	42	21	28	42	2	17	17
29.05.89	564 MO	30	194	150	10	7	35	21	28	42	2	17	17
29.05.89	564 MO	35	166	139	9	7	35	21	21	35	2	17	17
29.05.89	564 MO	40	170	139	10	7	42	21	21	42	2	17	17
29.05.89	564 MO	50	91	83	7	7	35	21	28	21	2	17	17
29.05.89	564 MO	60	71	65	7	4	35	14	28	28	1	8	8
29.05.89	564 MO	80	51	46	6	4	25	11	21	18	0	0	0
29.05.89	564 MO	100	44	40	4	4	18	11	21	18	0	0	0
29.05.89	564 MO	150	55	51	6	4	28	14	25	18	0	0	0
29.05.89	564 MO	300	0	6	1	0	7	7	7	11	0	0	0
29.05.89	564 MI	5	139	67	19	7	28	14	7	7	2	17	17

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wasserstule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DA- TUM	STA- TION	TIEFE	CHL- c1+2	CHL- c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
29.05.89	564 MI	10	178	91	31	7	56	28	21	28	2	34	17
29.05.89	564 MI	15	166	107	27	14	77	28	35	42	2	17	17
29.05.89	564 MI	20	190	111	27	14	105	28	56	49	2	34	34
29.05.89	564 MI	25	182	107	24	14	91	28	49	42	2	50	34
29.05.89	564 MI	35	91	67	12	14	49	21	49	42	2	17	17
29.05.89	564 AB	5	158	87	40	7	56	21	7	21	2	17	17
29.05.89	564 AB	10	170	87	28	7	49	28	21	21	4	50	17
29.05.89	564 AB	20	194	119	35	14	49	28	28	28	6	34	17
29.05.89	564 AB	30	170	107	25	7	56	21	35	28	2	17	17
29.05.89	564 AB	40	139	95	22	7	63	28	63	35	2	17	17
29.05.89	564 AB	50	71	55	11	7	42	21	49	28	2	17	17
30.05.89	569 MO	5	170	95	22	7	63	14	14	14	2	17	17
30.05.89	569 MO	10	174	115	20	7	56	7	14	35	2	17	17
30.05.89	569 MO	15	147	107	11	7	42	14	14	35	2	17	17
30.05.89	569 MO	20	67	51	7	7	35	14	21	28	2	17	17
30.05.89	569 MO	25	40	40	7	7	21	14	21	21	2	17	17
30.05.89	569 MO	30	71	48	9	7	28	14	14	21	2	17	17
30.05.89	569 MO	40	55	44	7	7	28	14	21	21	2	17	17
30.05.89	569 MO	55	24	16	4	0	14	14	14	14	2	17	17
30.05.89	569 MO	90	12	12	3	0	11	11	21	18	2	17	17
30.05.89	569 MO	95	8	10	3	0	11	11	18	14	2	17	17
30.05.89	569 MO	100	12	10	3	0	11	11	21	18	1	8	8
30.05.89	569 MI	5	131	63	27	7	49	21	14	21	2	17	17
30.05.89	569 MI	10	186	83	33	14	56	21	21	21	2	34	17
30.05.89	569 MI	20	194	123	22	14	56	28	28	35	2	34	17
30.05.89	569 MI	25	119	71	19	7	56	21	21	28	2	17	17
30.05.89	569 MI	45	67	48	10	7	42	21	21	28	2	17	17
30.05.89	569 AB	5	154	79	36	7	21	21	14	21	2	17	17
30.05.89	569 AB	10	293	107	42	14	42	42	21	42	6	84	50
30.05.89	569 AB	15	273	154	26	7	42	42	21	42	4	67	67
30.05.89	569 AB	25	249	190	15	7	42	28	21	42	4	50	50
30.05.89	569 AB	45	28	24	4	0	21	14	21	21	2	17	17
31.05.89	574 MO	5	230	119	36	14	42	35	28	28	2	17	17
31.05.89	574 MO	10	277	154	41	14	35	49	28	42	2	17	17
31.05.89	574 MO	15	285	194	22	14	42	49	21	49	2	17	17
31.05.89	574 MO	20	321	226	22	14	42	56	21	70	6	34	34
31.05.89	574 MO	30	289	222	10	14	35	28	21	70	4	50	34
31.05.89	574 MO	35	293	226	10	14	28	42	21	77	4	50	34
31.05.89	574 MO	40	226	190	9	14	28	42	21	63	4	50	34
31.05.89	574 MO	50	154	123	7	14	21	35	21	49	4	34	34
31.05.89	574 MO	70	67	59	4	7	18	21	25	28	2	17	17
31.05.89	574 MO	100	32	32	4	7	14	21	28	18	1	8	17
31.05.89	574 MO	150	32	30	2	7	11	18	21	18	1	8	8
31.05.89	574 MI	10	226	111	31	14	35	35	42	49	4	50	34
31.05.89	574 MI	15	273	166	26	14	56	42	21	49	4	50	34
31.05.89	574 MI	20	289	166	33	14	70	42	28	56	6	50	34
31.05.89	574 MI	25	281	174	30	14	56	35	28	56	4	34	17
31.05.89	574 MI	40	214	147	32	14	70	35	42	56	4	34	17
31.05.89	574 AB	10	368	222	33	14	70	70	28	77	6	67	50
31.05.89	574 AB	20	309	269	15	7	49	56	28	84	6	67	34

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DA- TUM	STA- TION	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
31.05.89	574 AB	30	166	158	9	7	35	35	28	49	4	34	34
31.05.89	574 AB	40	158	135	7	7	28	35	14	49	2	17	17
31.05.89	574 AB	50	55	44	7	7	28	21	21	21	0	0	0
01.06.89	581	5	317	129	46	0	77	57	38	38	3	37	20
01.06.89	581	10	285	117	23	0	77	45	34	46	6	55	22
01.06.89	581	15	269	129	19	0	77	46	31	46	2	18	18
01.06.89	581	20	277	147	22	0	92	41	36	54	2	18	18
01.06.89	581	25	273	160	26	0	168	31	51	69	2	18	18
01.06.89	581	35	317	142	26	0	168	46	56	61	2	18	18
01.06.89	581	40	218	125	20	0	122	46	56	54	2	18	18
01.06.89	581	45	214	108	16	0	92	31	39	38	2	18	18
01.06.89	581	50	158	91	16	0	84	31	34	31	2	18	18
01.06.89	581	75	101	63	14	0	46	31	33	34	2	18	18
01.06.89	581	100	71	47	9	0	31	29	31	27	2	18	18
02.06.89	586	5	230	99	21	0	56	35	35	35	4	34	17
02.06.89	586	10	238	119	16	0	63	35	35	49	4	34	34
02.06.89	586	15	230	131	20	0	91	49	49	56	4	34	34
02.06.89	586	25	182	115	26	0	98	42	77	42	4	34	17
02.06.89	586	30	143	95	15	0	77	35	63	28	4	34	17
02.06.89	586	40	143	83	33	0	91	35	63	28	4	34	17
02.06.89	586	50	91	55	15	0	56	28	49	21	2	17	17
02.06.89	586	60	73	44	19	0	42	28	42	21	2	25	25
02.06.89	586	80	36	20	11	0	25	18	21	14	1	17	17
02.06.89	586	100	22	14	5	0	14	18	21	11	1	8	8
02.06.89	586	300	0	2	1	0	7	7	11	7	0	0	0
03.06.89	591	5	297	160	24	0	60	61	24	54	5	37	22
03.06.89	591	10	281	151	27	0	51	60	29	69	4	37	18
03.06.89	591	20	321	151	31	0	77	61	38	57	4	37	18
03.06.89	591	25	309	155	30	0	115	57	54	58	4	37	18
03.06.89	591	30	269	155	28	0	168	53	92	60	4	37	37
03.06.89	591	35	293	147	27	0	161	60	77	61	4	37	37
03.06.89	591	50	166	86	19	0	138	37	57	55	2	18	18
03.06.89	591	60	166	86	18	0	115	47	49	46	2	18	18
03.06.89	591	80	131	86	17	0	96	50	34	34	2	18	18
03.06.89	591	100	40	21	11	0	20	16	15	11	1	9	9
03.06.89	591	150	9	2	1	0	11	11	4	4	1	9	9
04.06.89	596	5	253	131	32	0	63	49	42	56	4	50	17
04.06.89	596	10	238	127	30	0	63	49	42	56	4	50	17
04.06.89	596	20	210	139	16	0	63	56	49	49	4	34	17
04.06.89	596	25	150	111	11	0	63	42	42	49	4	34	17
04.06.89	596	30	170	111	15	0	70	49	56	49	4	34	17
04.06.89	596	35	158	103	16	0	70	49	56	42	4	34	17
04.06.89	596	40	154	107	14	0	70	42	56	49	4	34	17
04.06.89	596	45	147	99	16	0	77	42	56	49	4	34	17
04.06.89	596	60	129	79	19	0	81	39	46	28	3	25	17
04.06.89	596	80	65	48	9	0	42	28	32	21	2	17	8
04.06.89	596	100	46	32	11	0	32	21	25	18	2	17	8
05.06.89	601 MO	5	238	119	32	7	28	56	14	63	4	34	34
05.06.89	601 MO	10	246	158	25	7	35	49	21	56	4	34	34
05.06.89	601 MO	15	238	158	21	7	42	56	21	70	2	34	34

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DA- TUM	STA- TION	TIEFE	CHL c1+2	CHL c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
05.06.89	601 MO	20	170	111	19	7	49	49	21	77	2	17	17
05.06.89	601 MO	25	162	111	12	7	56	49	28	77	2	17	17
05.06.89	601 MO	30	166	111	12	7	63	49	21	77	2	17	17
05.06.89	601 MO	40	103	87	10	7	56	28	28	42	2	17	17
05.06.89	601 MO	45	107	83	10	7	63	28	35	49	2	17	17
05.06.89	601 MO	55	63	59	10	7	56	21	28	35	2	17	17
05.06.89	601 MO	75	51	48	10	7	46	18	21	35	1	8	8
05.06.89	601 MO	100	48	46	10	7	35	18	21	28	1	8	8
05.06.89	601 MI	5	198	115	9	0	35	35	14	42	2	67	50
05.06.89	601 MI	10	190	111	11	0	35	35	14	35	2	67	34
05.06.89	601 MI	15	218	131	15	7	42	49	14	70	2	50	17
05.06.89	601 MI	20	182	119	16	7	49	49	21	77	2	34	17
05.06.89	601 MI	40	87	75	11	7	56	28	21	56	2	17	17
05.06.89	601 AB	10	194	115	24	7	63	49	21	77	4	34	17
05.06.89	601 AB	17	186	115	19	7	49	49	14	77	2	34	17
05.06.89	601 AB	30	135	103	17	7	84	42	28	42	4	34	17
05.06.89	601 AB	40	119	99	10	7	84	35	28	56	4	34	17
05.06.89	601 AB	50	123	99	11	7	63	35	28	49	4	34	17
06.06.89	606	5	174	73	14	0	26	34	14	15	2	18	18
06.06.89	606	10	182	82	12	0	54	38	23	31	2	18	18
06.06.89	606	20	194	104	12	0	133	50	41	61	2	18	18
06.06.89	606	25	182	104	14	0	161	47	51	54	2	18	18
06.06.89	606	30	176	86	10	0	145	38	46	38	2	18	18
06.06.89	606	40	103	56	6	0	69	21	36	25	2	18	18
06.06.89	606	50	87	39	6	0	54	21	27	25	2	18	18
06.06.89	606	65	65	35	5	0	46	20	21	25	1	9	9
06.06.89	606	100	33	14	4	0	31	11	15	15	0	0	0
06.06.89	606	200	10	0	1	0	11	4	8	0	0	0	0
06.06.89	606	300	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
07.06.89	611	5	127	71	20	0	35	21	14	21	2	17	17
07.06.89	611 MO	10	127	67	15	0	28	28	14	21	2	17	17
07.06.89	611 MO	20	139	79	14	7	49	35	21	35	2	17	17
07.06.89	611 MO	25	158	91	12	7	84	42	21	63	2	17	17
07.06.89	611 MO	30	202	123	22	14	133	56	28	63	2	17	17
07.06.89	611 MO	35	202	123	24	14	119	56	28	70	2	17	17
07.06.89	611 MO	40	127	99	20	14	112	49	63	63	2	17	17
07.06.89	611 MO	50	59	55	14	7	77	21	42	42	2	17	17
07.06.89	611 MO	80	40	38	6	7	42	18	25	32	1	8	8
07.06.89	611 MO	100	32	30	7	7	28	14	18	25	1	8	8
07.06.89	611 MO	150	16	14	4	4	18	11	14	21	1	8	8
07.06.89	611 MI	5	111	55	12	0	28	21	0	7	0	17	0
07.06.89	611 MI	10	119	55	16	0	21	14	0	14	0	17	0
07.06.89	611 MI	15	174	95	21	7	84	42	21	49	2	17	17
07.06.89	611 MI	25	226	143	30	7	140	63	28	77	4	34	17
07.06.89	611 MI	40	234	143	21	7	140	63	28	77	4	34	17
07.06.89	611 AB	10	111	51	10	0	21	14	0	14	0	17	0
07.06.89	611 AB	15	115	51	14	0	21	21	0	14	0	17	17
07.06.89	611 AB	25	317	158	35	0	253	56	35	70	4	17	17
07.06.89	611 AB	40	178	123	22	7	161	42	56	56	0	17	17
07.06.89	611 AB	50	194	127	32	7	176	42	63	56	4	34	17

Fortsetzung Tab. 20: Pigmentkonzentrationen in der Wassersäule DEX IV (ng l<sup>-1</sup>)

DA-TUM	STA-TION	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
08.06.89	616	5	150	59	15	0	42	21	28	21	2	17	0
08.06.89	616	10	139	59	15	0	35	21	21	21	2	17	0
08.06.89	616	15	143	59	16	0	42	21	21	14	2	17	0
08.06.89	616	25	150	63	11	0	49	28	21	28	2	17	0
08.06.89	616	30	170	91	9	0	84	42	35	49	4	34	17
08.06.89	616	35	174	91	12	0	98	49	42	56	4	34	17
08.06.89	616	45	182	115	14	0	112	49	63	42	4	34	17
08.06.89	616	60	67	48	7	0	70	28	56	39	3	17	17
08.06.89	616	70	59	42	12	0	49	25	53	28	2	17	8
08.06.89	616	90	36	28	6	0	39	21	39	28	2	17	8
08.06.89	616	100	38	24	6	0	35	18	32	21	2	17	8

Tab. 21: Abgesunkene Menge von Pigmenten (ng m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), Tagesdrifter ohne Formalin, DEX III

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	α/βCARO
08.05.89	4744	572	0	0	4758	386	0	1439	0	0	0
09.05.89	10185	1607	0	794	6080	592	0	1177	0	0	141
10.05.89	17234	2077	0	1176	11522	935	0	1743	0	0	167
11.05.89	21166	3454	0	2527	16362	1076	0	4280	0	0	257
12.05.89	10828	2058	0	1633	10001	1391	0	2074	0	0	0
13.05.89	20320	5477	0	3064	13406	2610	0	3568	0	0	311
14.05.89	14532	4635	0	1050	9001	1391	0	2593	0	0	249
15.05.89	9664	2605	0	1041	4591	1035	0	1389	0	0	148
16.05.89	23216	4954	0	1979	15036	1574	0	2934	0	0	563
17.05.89	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
18.05.89	9796	1827	0	1527	5614	1898	0	1839	0	0	272
19.05.89	35412	5867	0	2174	22195	7924	0	5908	0	0	515
20.05.89	7708	1935	0	789	6441	1568	0	1948	0	0	374

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
08.05.89	518	1296	405	1195	3354	1838	4319	3400	128	1101	1101
09.05.89	662	1192	332	4228	5637	1879	12683	4697	391	2814	1689
10.05.89	1569	1883	835	8346	8902	4173	23646	8346	618	5333	4000
11.05.89	3614	3373	452	8541	12812	8969	27333	13239	948	8188	8188
12.05.89	1401	1357	956	0	8172	3911	11431	6016	426	4253	3604
13.05.89	1168	2191	685	9063	9063	4920	28483	9849	1078	8687	9308
14.05.89	2335	1868	365	4967	4554	6209	16972	8693	804	5952	5952
15.05.89	417	695	174	3653	3695	1971	11577	4187	547	4132	4132
16.05.89	3699	4492	661	6090	7963	8432	22485	12648	1430	10103	11226
17.05.89	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
18.05.89	510	1529	558	4292	4292	2937	18071	5196	1003	8120	6496
19.05.89	6287	7255	1362	8574	12004	12861	40298	20578	2618	18492	18492
20.05.89	1755	2983	384	3110	4355	4666	16174	7465	950	6708	6708

Tab. 22: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Massenfluß und POC ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) Tagesdrifter mit Formalin, DEX III

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZE	$\alpha/\beta$ CARO	MASS	POC
08.05.89	0	476	0	0	0	0	0	0	0	0	0	377	n.d.
09.05.89	3233	974	0	0	0	0	0	0	0	0	0	312	n.d.
10.05.89	9575	2019	0	0	0	0	0	0	0	0	0	400	n.d.
11.05.89	10315	3107	0	0	0	0	0	0	0	0	0	556	68,0
12.05.89	7332	1933	0	0	0	0	0	0	0	0	0	346	9,3
13.05.89	28429	4725	0	0	0	0	0	0	0	0	0	418	25,3
14.05.89	7332	2485	0	0	0	0	0	0	0	0	0	404	29,5
15.05.89	7460	1405	0	0	0	0	0	0	0	0	0	363	16,5
16.05.89	26965	4999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	569	71,8
17.05.89	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
18.05.89	7090	1335	0	0	0	0	0	0	0	0	0	477	13,3
19.05.89	45559	8006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	747	150,7
20.05.89	12396	2074	0	0	0	0	0	0	0	0	0	459	50,1

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
08.05.89	432	135	391	0	766	766	1532	1532	213	1835	0
09.05.89	662	138	500	1174	1566	1566	5089	5089	435	3752	4690
10.05.89	1308	327	711	0	6491	2782	11591	9273	643	3333	7778
11.05.89	1409	441	851	0	4162	3330	12487	8325	1155	7980	15960
12.05.89	751	235	454	0	2219	1331	7101	3550	616	4254	7445
13.05.89	1607	503	970	0	5697	2848	20413	8070	1713	10239	26165
14.05.89	751	157	454	0	2219	1331	4882	4438	862	5318	9572
15.05.89	255	80	231	0	903	452	2258	2258	627	5411	7575
16.05.89	2266	709	1283	0	5022	3013	15067	10044	1951	16849	33699
17.05.89	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
18.05.89	484	151	329	0	858	429	5150	2575	834	7200	8228
19.05.89	1037	324	705	0	5515	3677	22981	11950	3317	28638	50666
20.05.89	376	118	341	0	1334	1334	6669	4669	1111	14385	17581

Tab. 23: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Langzeidrifter, DEX III

DATUM	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZE	$\alpha/\beta$ CARO
gesamt	80	1526212	292027	0	86146	493404	138004	0	96037	0	0	41010
08.06.89	300	15260	1049	0	0	5101	0	0	2057	0	0	493
09.06.89	300	8698	897	0	0	3877	0	0	1466	0	0	281
10.06.89	300	28027	2690	0	1582	12599	0	0	3518	0	0	844
11.06.89	300	72483	8070	0	4746	35617	0	0	8795	0	0	4219
12.06.89	300	69584	7845	0	4746	30529	0	0	7475	0	0	3375
13.06.89	300	28993	4035	0	593	6542	0	0	3518	0	0	844
14.06.89	300	5799	2242	0	0	1454	0	0	879	0	0	0
15.06.89	300	20295	4931	0	1187	7996	1769	0	3518	0	0	422
16.06.89	300	63435	11317	0	4660	30176	6617	0	8881	0	0	1894
17.06.89	300	56320	7296	0	3738	25186	6192	0	6926	0	0	886
18.06.89	300	223249	24657	0	17206	100309	30668	0	23746	0	0	8438
19.06.89	300	62046	8874	0	4444	23333	12621	0	7528	0	0	1354

Fortsetzung Tab. 23 : Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Langzeiddrifter, DEX III

DATUM	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
gesamt	80	79694	203154	36325	289505	0	153317	947138	415303	63128	381541	639939
08.06.89	300	1249	1837	418	6158	0	11084	31611	18474	456	5903	7870
09.06.89	300	766	1496	341	6552	3276	6084	24804	9360	520	5608	5608
10.06.89	300	1533	2991	817	24336	0	16380	46800	28080	1559	14580	20187
11.06.89	300	4106	7627	1941	32292	21762	32292	101790	44226	3312	30281	50468
12.06.89	300	3613	7627	1839	35100	27378	37206	122148	49140	3897	37010	63927
13.06.89	300	1314	2692	613	9126	5616	9126	28782	17550	1169	10094	11776
14.06.89	300	493	897	204	2808	2808	3510	8424	7020	195	1682	3365
15.06.89	300	985	2243	511	8424	4914	7722	26676	17550	1169	10094	15141
16.06.89	300	2764	5537	1146	23629	14178	20479	89791	38595	3716	32088	60401
17.06.89	300	2414	4711	1073	18428	10319	15479	73710	29484	3682	30029	51225
18.06.89	300	7391	17946	3371	52650	34398	44226	210600	77220	13834	109348	201873
19.06.89	300	1933	4801	874	14272	8263	12018	63847	13521	4170	30601	54001

Tab. 24: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), POC und Massenfluß ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ); Jahresverankerung bei 47°N

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	LUT/ZEAX	$\alpha/\beta$ CARO	MASS	POC
26.05.88	151	44	0	0	0	0	0	176	0	0	151,4	9,6
10.06.88	1123	670	0	0	436	0	0	704	147	0	203,9	14,9
25.06.88	92	85	0	0	0	0	0	69	0	0	127,3	7,4
10.07.88	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49,3	0,7
25.07.88	1084	2402	0	0	450	405	0	453	1031	116	166,7	9
10.08.88	1063	582	0	0	97	157	0	117	206	0	70,1	2,4
25.08.88	4990	3508	979	567	788	902	0	1037	1518	269	302,6	19,5
10.09.88	6282	4367	1506	989	1502	1848	0	1818	2440	506	170,6	16,3
25.09.88	1498	873	362	0	291	236	0	557	500	84	105,5	7,8
10.10.88	948	286	0	0	194	157	0	176	235	84	97,06	8,3
25.10.88	210	77	0	0	0	19	0	85	57	14	46,7	3,5
25.11.88	29	9	0	0	0	0	0	9	9	0	42,8	2,3
25.12.88	25	9	0	0	0	0	0	8	0	0	38,5	1,6
25.01.89	24	9	0	0	14	0	0	17	0	0	42	1,7
25.02.89	461	79	0	0	545	0	0	183	37	18	75,7	5,4
21.03.89	368	65	0	0	264	0	0	80	20	19	60,3	3,6
12.04.89	34	0	0	0	36	0	0	22	0	0	44,3	1,9

Fortsetzung Tab. 24: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), POC und Massenfluß ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ); Jahresverankerung bei 47°N

DA-TUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
26.05.88	0	0	0	47	47	94	140	281	45	437	269
10.06.88	108	106	41	0	562	421	608	1170	312	1122	2355
25.06.88	0	0	0	0	41	41	41	142	38	262	223
10.07.88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25.07.88	62	191	85	0	917	579	676	1255	241	1272	3123
10.08.88	36	79	25	0	515	281	374	468	52	336	1402
25.08.88	194	505	126	0	2148	1522	1253	2014	435	2145	6327
10.09.88	431	1584	297	0	4914	3323	3838	5710	844	4374	15813
25.09.88	120	370	83	0	1451	936	1170	1638	247	1234	3701
10.10.88	78	173	54	0	1275	663	969	1071	156	733	1956
25.10.88	25	42	13	0	222	247	247	247	41	177	414
25.11.88	4	8	3	0	45	75	75	75	8	36	54
25.12.88	4	8	3	0	43	58	58	72	6	35	52
25.01.89	4	8	3	0	58	84	202	87	5	35	52
25.02.89	155	216	56	0	925	1817	2901	1435	97	611	917
21.03.89	71	137	43	0	522	1217	1635	1043	70	358	708
12.04.89	0	0	0	0	77	153	180	138	0	0	0

Tab. 25: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Tagesdrifter ohne Formalin, DEX IV

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEAL	$\alpha/\beta$ CARO
29.05.89	494047	31442	0	8543	314011	0	0	21107	0	0	4050
30.05.89	281266	19770	0	3837	173936	9536	0	21329	0	0	2729
31.05.89	53298	3746	0	727	40977	723	0	5389	0	0	5171
01.06.89	40011	4192	0	712	29657	0	0	4221	0	0	506
02.06.89	16936	1343	0	365	13855	0	0	1622	0	0	259
03.06.89	36916	4236	0	0	31732	0	0	4266	0	0	512
04.06.89	62850	7032	0	2205	60326	2192	0	8171	0	0	523
05.06.89	35786	3080	0	1395	28197	693	0	5169	0	0	0
06.06.89	35017	3516	0	1837	27912	731	0	4358	0	0	261
07.06.89	4041	304	0	0	3799	0	0	0	0	0	0

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
29.05.89	95036	62724	22598	84240	128045	87610	421200	87610	12158	113049	137274
30.05.89	55061	39695	22035	61291	81722	70371	354127	63561	7561	87039	97919
31.05.89	9706	8735	4100	11184	18067	13765	47318	14625	1433	14432	14432
01.06.89	9028	5227	6244	10109	18533	14321	51386	17690	1637	14131	12112
02.06.89	3409	4869	838	2590	8633	4316	14244	5611	479	4137	3103
03.06.89	12005	9123	4958	11066	28092	16174	44266	17025	1654	14280	10200
04.06.89	18149	14715	5525	19131	42609	31305	92175	32174	1931	18755	14587
05.06.89	7913	6517	2621	6602	20630	13203	29707	15679	916	7910	5933
06.06.89	8584	7358	2149	7391	22174	13044	30000	14783	1086	9377	6252
07.06.89	138	552	302	3180	3669	1467	3424	1223	204	2931	1172



Tab. 26 : Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Massenfluß und POC ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Tagesdrifter mit Formalin, DEX IV

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEa	$\alpha/\beta$ CARO	MASS	POC
29.05.89	456066	41311	0	0	127930	0	0	33859	0	0	6498	1800	171,9
30.05.89	309393	32037	0	0	77566	0	0	19552	0	0	3752	1720	184,3
31.05.89	67619	8894	0	0	12416	0	0	4044	0	0	277	434	82,8
01.06.89	54087	6742	0	0	13560	0	0	5092	0	0	543	370	74,3
02.06.89	21024	1727	0	0	479	0	0	1159	0	0	0	302	83,1
03.06.89	67849	8232	0	0	15120	0	0	4574	0	0	823	364	21,2
04.06.89	127066	11599	0	0	40544	0	0	12848	0	0	1681	642	112,3
05.06.89	62118	6054	0	0	13741	0	0	7759	0	0	0	380	96,5
06.06.89	59682	8119	0	0	16411	0	0	6424	0	0	0	386	56,1
07.06.89	9260	1116	0	0	929	0	0	562	0	0	0	70	33,5

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
29.05.89	17423	2726	20915	0	67954	33977	301158	60232	14145	74020	284978
30.05.89	13205	3305	12761	0	62426	34334	284040	53062	12128	59840	231878
31.05.89	1821	570	1414	0	9224	6457	33667	11530	2304	11052	36471
01.06.89	1528	319	1846	0	7225	5419	34772	11741	2381	10822	34629
02.06.89	522	82	473	0	1388	926	5553	2314	642	2218	6654
03.06.89	2317	403	1982	0	7758	5476	31943	10952	2280	9842	28433
04.06.89	4207	1152	4764	0	23307	15849	111875	29833	3881	15639	55854
05.06.89	2994	625	3165	0	8847	7078	38043	17695	2210	10601	25442
06.06.89	2104	494	1906	0	8391	5594	38224	14917	2329	8937	26810
07.06.89	506	79	344	0	897	897	1794	1345	249	1075	2149

Tab. 27: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Langzeitdrifter, DEX IV

DATUM	TIEFE	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEa	$\alpha/\beta$ CARO
29.05.89	100	371545	20448	0	0	126302	0	0	19102	0	0	5498
30.05.89	100	317304	14821	0	0	86179	0	0	13034	0	0	3848
31.05.89	100	70813	6366	0	0	17340	0	0	4995	0	0	959
01.06.89	100	126556	7567	0	0	36382	0	0	5118	0	0	1964
02.06.89	100	50738	3138	0	0	11630	0	0	2638	0	0	844
03.06.89	100	53638	3586	0	0	13084	0	0	3518	0	0	844
04.06.89	100	111567	6061	0	0	38554	0	0	9604	0	0	1755
05.06.89	100	91329	5380	0	0	36344	0	0	8795	0	0	2110
06.06.89	100	39141	2466	0	0	12357	0	0	3958	0	0	422
07.06.89	100	8698	897	0	0	2181	0	0	879	0	0	0
29.05.89	300	60886	5178	0	0	25950	0	0	8311	0	0	1772
30.05.89	300	46882	4707	0	0	19844	0	0	83109	0	0	1772
31.05.89	300	113074	8966	0	0	46520	0	0	11433	0	0	3375
01.06.89	300	18614	1919	0	0	5444	0	0	2823	0	0	0
02.06.89	300	120989	13911	0	0	38888	0	0	9410	0	0	1806
03.06.89	300	199011	21913	0	0	80131	0	0	11890	0	0	2633
04.06.89	300	95678	11835	0	0	43177	0	0	7739	0	0	928
05.06.89	300	72483	8294	0	0	24714	0	0	5277	0	0	844
06.06.89	300	57929	6967	0	0	20978	0	0	5857	0	0	468
07.06.89	300	21745	2522	0	0	4543	0	0	2199	0	0	0

Fortsetzung Tab. 27: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Langzeitdrifter, DEX IV

DATUM	TIEFE	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO-PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO-PHYT a
29.05.89	100	11416	25337	5325	96491	31715	42232	428188	69768	12916	71807	184590
30.05.89	100	6741	15344	3261	61123	20213	36416	249711	56904	9441	52764	124873
31.05.89	100	2985	6626	1625	31324	11256	26822	89256	33797	4280	26290	38618
01.06.89	100	2677	6267	1308	11590	6677	12933	58753	25448	4259	23089	45065
02.06.89	100	1150	2692	511	5362	2607	5555	14762	14000	1962	9918	14164
03.06.89	100	1314	2692	715	8425	3650	7639	28095	14690	2227	11571	17942
04.06.89	100	3587	7466	1700	27743	0	22632	102211	36504	3242	26244	38491
05.06.89	100	3121	6730	1022	18252	6318	21060	65988	35100	3312	21870	28599
06.06.89	100	1314	2692	613	5616	2106	6318	16848	11934	1364	8411	10094
07.06.89	100	328	449	102	1404	1404	1404	2106	1404	0	0	1682
29.05.89	300	5519	11306	2360	66339	0	42752	169533	44226	4092	35328	52992
30.05.89	300	3794	8480	1716	48649	0	30958	126781	35381	3273	24729	42393
31.05.89	300	5913	11665	2452	71604	0	43524	216216	50544	5845	37010	84114
01.06.89	300	1054	1920	437	8263	3005	7511	24036	12018	1251	10800	16200
02.06.89	300	9139	13442	3060	30046	0	19530	73612	39059	4587	43201	54001
03.06.89	300	11957	21464	5099	54026	0	33584	153317	59867	6484	69983	90978
04.06.89	300	7950	13819	3371	33977	0	21622	83398	43243	3858	37010	48113
05.06.89	300	6570	8973	2145	21762	0	14742	49842	27378	2728	26916	33646
06.06.89	300	5287	7470	1814	14026	0	10909	35065	25714	2379	24275	29877
07.06.89	300	1642	2804	766	3510	878	4388	9653	9653	731	6309	8411

Tab. 28: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), POC und Massenfluß ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ); Jahresverankerung bei 59°N

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	LUT/ZEAX	$\alpha/\beta$ CARO	MASS	POC
25.06.89	215	57	0	0	118	0	99	740	0	0	51,3	3,14
09.07.89	531	153	0	0	480	0	259	539	62	0	94,1	10,01
23.07.89	155	44	0	0	383	0	107	209	22	0	44,7	5,43
06.08.89	807	215	294	149	547	118	153	650	321	0	47,1	7,43
20.08.89	194	68	45	0	109	30	31	99	55	0	14,6	1,43
03.09.89	241	101	49	0	336	0	149	131	60	0	37,2	3,86
17.09.89	560	198	0	0	515	0	432	273	39	0	47,1	24,2
01.10.89	862	265	0	0	1485	0	849	572	82	39	51,8	5,71
15.10.89	101	37	0	0	132	0	32	80	11	0	23,5	1,43
29.10.89	295	110	0	0	434	0	132	382	0	0	13,2	1,57
26.11.89	48	32	0	0	49	0	0	48	0	0	9,4	1,09
24.12.89	91	27	0	0	89	0	17	72	0	0	4,7	0,86
21.01.90	48	18	0	0	61	0	0	18	0	0	8,5	2,06
18.02.90	40	10	0	0	15	0	0	18	0	0	8	1,57
18.05.90	17	0	0	0	0	0	0	6	0	0	3,8	0,51
15.04.90	17	0	0	0	0	0	0	6	0	0	4,7	0,57
06.05.90	17	0	0	0	0	0	0	24	0	0	4,7	0,6

Fortsetzung Tab. 28: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), POC und Massenfluß ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ); Jahresverankerung bei 59°N

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
25.06.89	32	47	15	0	237	486	457	665	59	259	528
09.07.89	65	102	38	0	534	866	1154	1263	163	519	1245
23.07.89	15	22	10	0	192	303	351	518	41	184	395
06.08.89	88	54	34	0	336	518	460	863	170	460	873
20.08.89	54	11	3	0	107	163	142	249	36	92	211
03.09.89	53	35	11	0	395	561	561	873	55	269	513
17.09.89	173	382	90	0	2304	1762	3795	2304	145	780	1575
01.10.89	200	481	113	0	2984	2416	4405	3268	177	1175	2265
15.10.89	10	22	7	0	317	343	377	476	28	142	242
29.10.89	16	35	11	0	478	789	727	893	72	438	722
26.11.89	13	6	2	0	73	126	71	135	12	95	122
24.12.89	21	18	5	0	160	249	187	260	25	164	234
21.01.90	8	0	0	0	53	104	69	80	9	61	134
18.02.90	8	0	0	0	53	50	136	48	7	38	96
18.03.90	3	0	0	0	16	24	45	25	3	25	0
15.04.90	0	0	0	0	17	32	24	42	0	0	0
06.05.90	0	0	0	0	14	42	21	42	0	0	0

Tab. 29: Abgesunkene Menge von Pigmenten ( $\text{ng m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), Tagesdrifter mit Formalin (POS 149)

DATUM	CHL. a	CHL. b	PERI	19-BUT	FUC	19-HEX	PRAS	DIAD	ALLO	LUT/ZEa	$\alpha/\beta$ CARO
09.08.88	550	203	0	0	0	0	0	87	0	66	0

DATUM	CHL. c1+2	CHL. c3	CHLID a	PHORB 1	PHORB 2	PHORB 3	PYRO- PHORB	PHORB 4	PHYT b	PHYT a	PYRO- PHYT a
09.08.88	19	0	0	0	0	114	76	152	78	365	547

Tab. 30: Daten der Utermöhlzählungen zum Methodenvergleich mit HPLC

PHYTOPLANKTON-KOHLSTOFF ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )									ZELLZAHLEN ( $\text{n l}^{-1}$ )					
DATUM	STATION	TIEFE	DIAT	DINO	CHRY	PRYM	$\mu$ -FLAG	SUMME	DIAT	DINO	CHRY	PRYM	$\mu$ -FLAG	SUMME
29.05.89	564 MI	10	14,73	3,37	0,0	0,39	4,4	22,88	56069	908	0,0	1362	402246	460585
29.05.89	564 MI	25	34,84	0,0	0,0	0,09	4,26	39,19	172066	0,0	0,0	454	433531	606051
29.05.89	564 MI	35	18,56	1,30	0,00	0,13	7,85	27,84	71732	227	0,0	681	1233555	1306195
29.05.89	564 AB	15	11,21	19,87	0,00	0,71	6,44	38,23	40406	908	0,0	2497	764267	808078
29.05.89	564 AB	30	16,79	0,00	0,00	0,26	3,34	20,39	57431	0,0	0,0	908	286041	344380
29.05.89	564 AB	40	20,24	0,00	0,26	0,22	3,12	23,84	69008	0,0	227	1135	299450	369820
30.05.89	569 MI	10	18,38	2,72	0,53	0,09	6,29	28,01	145280	454	454	454	607838	754480
30.05.89	569 MI	25	15,12	0,00	0,00	0,35	2,49	17,96	62652	00,	0,0	1816	357543	422011
30.05.89	569 MI	45	8,95	0,08	0,00	0,04	3,22	12,30	44946	5675	0,0	227	388838	439686
30.05.89	569 AB	10	2,13	0,00	0,00	0,26	18,88	21,28	9534	0,0	0,0	1362	1287187	1298083
30.05.89	569 AB	25	3,40	0,00	0,15	2,30	6,54	12,39	12485	0,0	227	4994	679349	697055
30.05.89	569 AB	45	9,66	0,06	0,00	0,52	1,91	12,15	50621	3859	0,0	1135	241349	296964
31.05.89	574 MI	10	9,14	0,00	0,15	0,64	7,76	17,70	33369	0,0	227	2270	773206	809072
31.05.89	574 MI	25	11,62	0,00	0,00	1,77	3,50	16,89	113954	0,0	0,0	9080	433532	556566
31.05.89	574 MI	40	25,21	0,00	0,00	2,93	3,60	31,74	235172	0,0	0,0	6356	429062	670590
31.05.89	574 AB	20	8,07	1,48	0,00	2,57	10,90	23,02	39725	227	0,0	9080	1238023	1287055
31.05.89	574 AB	30	6,21	1,25	0,00	2,25	6,95	16,66	24519	227	0,0	7945	436106	468797
31.05.89	574 AB	50	12,17	0,07	0,00	0,06	3,24	15,54	69916	4540	0,0	227	567614	642297

**BERICHTE AUS DEM INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**  
Verzeichnis der veröffentlichten Arbeiten

- 
- |     |  |   |
|-----|--|---|
| 1   | (1973) FECHNER, H.   | Orthogonale Vektorfunktionen zur stetigen Darstellung von meteorologischen Feldern auf der Kugeloberfläche  |
| 2   | (1974) SPETH, P.   | Mittlere Meridionalschnitte der verfügbaren potentiellen Energie für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972   |
| 3   | (1974) SPETH, P.   | Mittlere Horizontalverteilungen der Temperatur und der verfügbaren potentiellen Energie und mittlere Meridionalschnitte der Temperatur für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972 |
| 4   | (1974) DEFANT, Fr.   | Das Anfangstadium der Entwicklung einer baroklinen Wellenstörung in einem baroklinen Grundstrom   |
| 5   | (1974) FECHNER, H  | Darstellung des Geopotentials der 500 mb-Fläche der winterlichen Nordhalbkugel durch natürliche Orthogonalfunktionen  |
| 7   | (1974) SPETH, P.   | Die Veränderlichkeit der atmosphärischen Zirkulation, dargestellt mit Hilfe energetischer Größen  |
| 8   | (1975) SKADE, H.   | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil I - Textband  |
| 9   | (1975) SKADE, H.   | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil II - Abbildungsband   |
| 10  | (1975) MÖLLER, H.  | Bestimmungstafeln für die Fischparasiten der Kieler Bucht   |
| 11  | (1975) KEUNECKE, K.H.,<br>KOHN, H.,<br>KRAUSS, W.,<br>MIOGA, G.,<br>SCHOTT, F.,<br>SPETH, P.,<br>WILLEBRAND, J.,<br>ZENK, W. | Baltic 75 - Physikalischer Teil<br>Messungen des IfM, der FWG und der DFVLR   |
| 13  | (1975) RUMOHR, H.  | Der Einfluß von Temperatur und Salinität auf das Wachstum und die Geschlechtsreife von nutzbaren Knochenfischen (Eine Literaturstudie)  |
| 14  | (1975) PULS, K.E.,<br>MEINCKE, J.  | General Atmospheric Circulation and Weather Conditions in the Greenland-Scotland Area for August and September 1973   |
| 15  | (1975) MÖLLER, H.  | Bibliography on parasites and diseases of marine fishes from North Sea and Baltic Sea   |
| 16  | (1975) LÖBE, D.  | Schwermetall-Kontamination von Phytoplankton unter natürlichen Verhältnissen und in Laborkulturen   |
| 17  | (1976) BEHR, H.D.  | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil I - Textband   |
| 18  | (1976) BEHR, H.D.  | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil II - Abbildungsband  |
| 19  | (1976) BROCKMANN, Ch.,<br>MEINCKE, J.,<br>PETERS, H.,<br>SIEDLER, G.,<br>ZENK, W.  | GATE - Oceanographic Activities on FRG-Research Vessels   |
| 20a | (1977) WILLEBRAND, J.  | Inverse Analysis of the Trimooored Internal Wave Experiment (IWEX) Part 1<br>Part 2   |
| 20b | MÜLLER, P.,<br>OLMERS, D.J.  |   |
| 21  | (1976) MÖLLER, H.  | Die Biologie des Flachwassers vor der westdeutschen Ostseeküste und ihre Beeinflussung durch die Temperatur - eine Literaturstudie  |